



TITLE:

内湾における浮遊性カイアシ類の
量的変動に関する研究(
Dissertation_全文)

AUTHOR(S):

上田, 拓史

CITATION:

上田, 拓史. 内湾における浮遊性カイアシ類の量的変動に関する研究. 京都大学, 1993, 博士(農学)

ISSUE DATE:

1993-01-23

URL:

<https://doi.org/10.11501/3064808>

RIGHT:

新 制
農
644
京大附図

内湾における浮遊性カイアシ類の 量的変動に関する研究

上 田 拓 史

1992年

内湾における浮遊性カイアシ類の
量的変動に関する研究

上田 拓史

1992年

目次

第1章 序論	1
1.1 水産学における動物プランクトン研究の意義と問題点	1
1.2 内湾性カイアシ類の定量研究上の利点と分類学的問題	3
1.3 研究の目的	6
1.4 用語と略語について	8
第2章 材料と方法	11
2.1 調査海域の概要	11
2.2 プランクトンの採集と定量方法	13
2.2.1 舞鶴湾での採集と定量方法	13
2.2.2 久美浜湾での採集と定量方法	15
2.2.3 志々伎湾での採集と定量方法	16
2.3 幼生・幼体の同定と発育齢の識別について	16
第3章 現存量の発育段階別比率	19
3.1 はじめに	19
3.2 結果	21
3.2.1 現存量の季節変化	21
3.2.2 発育段階別現存量の平均比率	23
3.3 考察	25
第4章 発育段階別空間分布	31
4.1 はじめに	31
4.2 結果	32
4.2.1 Stn.Pにおける鉛直分布	32
4.2.2 舞鶴湾における水平鉛直分布	36
4.2.3 昼夜移動	41
4.3 考察	43

第5章 湾内分布と種の指標性	46
5.1 はじめに	46
5.2 結果	48
5.2.1 舞鶴湾における優占種の分布	48
5.2.2 久美浜湾における優占種の分布	50
5.2.3 志々伎湾における優占種の分布	52
5.3 考察	53
第6章 結論	60
要約	62
謝辞	65
引用文献	66

第 1 章 序論

1.1 水産学における動物プランクトン研究の意義と問題点

動物プランクトンは海洋生態系における第2次生産者としての役割を担い、その現存量は動物プランクトンを餌とする多くの海産動物に影響する。海洋プランクトン学の古典的著作である Hardy (1956) の "The Open Sea - I. The World of Plankton" でも、北海においてカイアシ類プランクトン (*Calanus*) の多い海域と少ない海域ではそれを主要な餌としているニシンの漁獲量がおおよそ2倍も異なる例をあげ、プランクトンが漁場の良し悪しの指標となることが詳しく述べられている。また、プランクトンを餌とする生物に与える影響の端的な例として、魚類の年級群の大きさに関する Hjort (1914) の仮説があげられる。彼は、魚の仔魚期における大量死は餌の不足によって起こり、その程度によって年級群の大きさが決まると考えた。この仮説は世界の多くの研究者によって賛否両面から論議され、現在でも魚類の初期減耗と餌密度との関係は水産学の重要なテーマの一つになっている。

プランクトンの定量研究の歴史は 1889 年 V. Hensen が行ったいわゆる Plankton Expedition に始まるとされ、以来ほぼ1世紀が経った。その間、プランクトンネットによる採集を基本的な方法として世界中のほとんどあらゆる海域において定量研究が行われ、現存量、分布、季節変化などについて多くの知見が得られてきた。しかし、動物プランクトンを仔稚魚の餌として考えた場合、これまでのプランクトンネットで海中を曳くという定量採集の方法は必ずしも適当であったとはいえない。それは、プランクトンネットの目合が通常外洋では 0.3~0.4 mm (国際規格で No.2 または No.3、日本規格で GG54)、小型の動物プランクトンが豊富な沿岸域では 0.1 mm 前後 (同上 No.10 および XX13) であり、仔魚期の餌となる微小な動物プランクトンを採集する上でそれらのネットの網目は明らかに大きすぎるのである。プランクトンネットでは、網目より小さなプランクトンがほとんど採集されないことは当然であるが、曳網による水圧のため網目の伸長や生物体の圧縮によって網目より大きな生物でも網目から抜けることが知られている (Vannucci 1968; 元

田 1974)。一例として、体幅 0.35 mm の動物プランクトン(カイアシ類)は目合 0.33 mm のネットを抜けることができる (Vannucci 1968)。我が国の内湾域で普通に使われている北原式定量プランクトンネットの目合は 0.1 mm (XX13) であり、本州以南の温帯内湾域に最も豊富に出現するカイアシ類 *Oithona davisae* が体幅 0.1 mm をこえるのはコペポディト 4 期以降であるから (Uchima 1979)、このネットでは *O. davisae* のノープリウスはもちろんコペポディト 3 期まで定量的に採集することはできない。通常の海域において、プランクトンネットによる採集では動物プランクトンの中でカイアシ類が圧倒的に多いことはよく知られている。一般に、カイアシ類のノープリウス期とコペポディト期の発育時間には大きな違いはない (Uye 1980; Landry 1983)。したがって、発育に伴う減耗を考えればノープリウスの現存量は少なくとも数の上ではコペポディトをかなり上回るはずである。カイアシ類が魚類の重要な餌生物であることは言うまでもないが、田中 (1980) は海産仔魚の食性に関する過去の知見をまとめ、摂餌開始期から仔魚後期までの最も主要な餌生物はほとんどの魚種でカイアシ類ノープリウスであると結論している。より最近の情報としても、ヨーロッパ産のニシン (*Clupea harengus*) の仔魚は餌の種類と大きさに対して選択性を示し、仔魚初期ではコペポディトや貝類ベリジャー幼生よりカイアシ類ノープリウスを好むことが摂餌実験から明らかにされている (Checkley 1982)。また、Nishiyama & Hirano (1983) は、天然のスケトウダラ (*Theragra chalcogramma*) 仔魚の大半がカイアシ類の卵やノープリウスを最も多く摂餌していることを報告している。さらに、桑原・鈴木 (1983) によれば、若狭湾西部海域に出現する主要 12 種の仔魚の重要な初期餌生物はやはりカイアシ類ノープリウスである。カイアシ類ノープリウスの大きさは種や発育ステージによって異なるが、天然におけるサイズはフィリピンのセレベス海では体幅 40–50 μm (Taniguchi 1977a)、カリフォルニア海流域でも体幅 40–50 μm あたり (Arthur 1977; Lasker 1978) の個体が最も多い。したがって、目合 0.1 ないし 0.3 mm のプランクトンネットによる従来の動物プランクトン研究では、これらのカイアシ類ノープリウスは大部分がその網目を通り抜けていたといえる。

一方、1960 年代後半から行われるようになった微小動物プランクトン (microzooplankton) の定量研究では、目合の細かい網で水を濾してカイアシ類ノープリウスが定

量的に採集されるようになった (Beers & Stewart 1969a, b; Beers et al. 1975, 1980; Taguchi 1976; Taniguchi 1977b, 1983, 1984; Takahashi & Hoskins 1978; Endo et al. 1983 など)。しかし、これらの研究ではカイアシ類ノープリウスはまとめて定量されており、種別の定量データが報告されることはなかった。これは、カイアシ類ノープリウスの種の同定が困難なためと考えられる。ある種の仔魚はカイアシ類ノープリウスの摂餌に関して種選択性を示すことが知られている (Checkley 1982; Peterson & Ausubel 1984)。近年、魚の初期生活史の研究が盛んに行われ、その成果が集積されつつあるが (田中 1980)、それにあわせて仔魚の主要な餌生物であるカイアシ類ノープリウスについて正確な現存量と種レベルでの分布を明らかにすることが必要となっている。

1.2 内湾性カイアシ類の定量研究上の利点と分類学的問題

内湾域は高い基礎生産力に支えられた高い密度の動物プランクトン相があり、仔稚魚の生育環境として最も好適な場の一つである。内湾は沿岸・外洋に比べて、カイアシ類現存量は一般に桁違いに大きく、かつ、海が静かなため、カイアシ類の定量研究を行う上で採集がしやすいという利点がある。また、湾内のみに優占する種ならば、湖沼のように内湾を閉鎖系とみなしてその個体群動態を研究することが可能である。内湾性カイアシ類は、ノープリウスやコペポディド幼体の同定という点からみても定量研究のしやすさは大きく違う。内湾に生息する動物プランクトンの種類数は湾外の沿岸域や外洋域に比べて非常に少なく、富栄養な内湾ほど少数の種が圧倒的な割合で優占する。例えば、我が国の内湾域で優占的に出現する属は普通 *Acartia*、*Paracalanus*、*Oithona* のいずれかであり、1本のプランクトンサンプル中で優占するのは、通常、その中の1種か2種にすぎない。サンプル中に同属あるいは近縁な属の種が複数出現する場合、ノープリウス幼生やコペポディド幼体の種の識別は不可能なことが多いが、内湾に優占する上記3属は系統的に離れたグループであるため、各属1種のみ優占的に出現をしている場合はそれらのノープリウスの識別は容易である。また仮に優占種以外の同属のノープリウスが混在していたとしても、優占種の占める割合が高ければ、その優占種の定量研究の結果が大きく変わるほどの影響

はない。

こうした内湾性カイアシ類の研究のしやすさから、その種レベルでの定量研究は Fish (1936a-c)、Deevey (1948, 1952, 1956)、Digby (1950, 1954) など古くから行われている。内湾性カイアシ類の個体群動態では Conover (1956) は *Acartia clausi* (= *A. hudsonica*) と *A. tonsa* について、Landry (1978) と Uye (1982) は *A. clausi* (s.l.) について、D'Applito & Stancyk (1979) と Moreira et al. (1983) は *Euterpina acutifrons* について、また Uye et al. (1983) は *Pseudodiaptomus marinus* について、それぞれノープリウスを含めた研究を行った。とくにノープリウスに焦点をあてた研究としては、Faber (1966a) が北米東岸 Narragansett 湾でカイアシ類ノープリウスの種別の季節的消長を示している。こうした多くの研究があるため、少なくとも内湾性カイアシ類の種レベルでの季節的消長や分布などの現象面については一般によく理解されているといっていよいであろう。しかし、発育段階別の現存量や分布については、たとえ内湾域のカイアシ類でもノープリウスの定量採集という点について問題があることは上に述べた通りである。

内湾の水塊は、その湾の閉鎖性の度合や陸水の流入量などに応じて物理・化学的な環境条件が異なっている。また、1つの湾の中でも湾口域と湾奥域では環境に大きな相違がある。Yamazi (1950-1956) は、こうした湾の性状と湾内の位置によってカイアシ類の種組成が異なることを見だし、日本各地の湾で行った分布調査の結果からカイアシ類の種ごとの分布特性、すなわち水塊指標性をまとめた。一般に、水塊指標生物として外洋域ではヤムシ類がよく知られているが、内湾では出現する種に限られるため、湾内の水塊を細かく区分するための指標生物としては適していない。また、植物プランクトン相も内湾の栄養状態によって大きく変化するが、その量や組成の季節変化が著しく、種ごとの指標性を見いだすのはカイアシ類ほど容易ではない。したがって、内湾ではプランクトンの中でカイアシ類が最も良い水塊指標生物となる。その後、我が国では Hirota (1974, 1979) および Hirota & Hara (1975) がそれぞれ有明海と八代海で内湾性カイアシ類の種分布について検討を行っている。海外でも内湾域あるいは河口域 (estuary) でカイアシ類の種分布を調べた研究は比較的多い。Yamazi (1956) の研究は、こうした内湾性カイアシ類の分

布に関する多くの研究の中で、カイアシ類を指標として内湾の分類を行った最初の研究である。今日、内湾の保守や埋め立て等の海岸地域の開発を行う際には環境アセスメントが行われ、Yamaziの内湾性カイアシ類の水塊指標性とその海域の環境条件を判断する上で重要な基準になっている。

Yamazi (1956)の研究では *Oithona nana*、*Acartia clausi*、*Paracalanus parvus* の3種が閉鎖的な内湾域での最優占カイアシ類であるとされた。しかし、我が国温帯の内湾性カイアシ類の分類は、とくにこれらの優占種について、1970年代半ばから大幅な修正が行われた。まず、*Oithona nana*は西田・丸茂(1976)によって、それまで本邦では未報告の *O. brevicornis* に改められた。しかし、内湾にはこの種として扱っていた個体には2型あることが知られ(Nishida et al. 1977)、そのうち小型(forma minor)の方は Nishida & Ferrari (1983)によって *O. aruensis* に改められた。さらに Nishida (1985)は、九州以北の内湾で優占する種は *O. aruensis* とごく近縁な別種であり、Ferrari & Orsi (1984)が北米西岸の汽水域より新種として記載した *O. davisae* であるとした。

Yamazi (1956)が *Paracalanus parvus* とした種については、分類学的に記載されている *P. parvus* より小型の種が内湾域に多量に出現することが1970年代には知られていた(例えば Furuhashi 1976)。伊藤・飯塚(1979)および上田(1980)はこの小型種を *P. crassirostris* として報告し、その後、広海(1981)が日本各地の内湾から正式に *P. crassirostris* の分類学的記載を行った。

Acartia clausi については、Bradford (1976)が東京湾の *A. clausi* をヨーロッパ産の *A. clausi* s. str. とは形態的に異なることを示し、新種 *A. omorii* として記載した。彼女はその記載の中で、日本の沿岸域で *A. clausi* と同定されていた個体の中にさらに別の種がいる可能性を示唆した。そのため、その後10年あまり *A. omorii* の種名は我が国の研究者の間では使われることがなく、疑問を残したまま *A. clausi* の種名が用いられてきた。しかし、著者は本研究を進める中で、*A. clausi* として報告されている舞鶴湾の個体に大きさで識別できる2つのグループがあることを発見した。交尾実験の結果、それらは別種であることを確認し(Ueda 1986a)、大型の方を *A. omorii*、小型の方を *A. hud-*

sonica として同定した (Ueda 1986b)。さらに、北海道から南限にあたる鹿児島まで日本各地から得たプランクトンサンプルを調べた結果、それまで *A. clausi* とされた個体は *A. omorii* か *A. hudsonica* のどちらかであり、日本沿岸には *A. clausi* に該当する種は分布しないことを示唆した (Ueda 1986c)。また、暖水期に報告された *A. clausi* (例えば、古橋 1957) は *A. plumosa* の誤りであり (上田 1978)、日本産の *A. plumosa* はその後、Ueda & Hiromi (1987) によって *A. sinjiensis* に改められた。

以上のように Yamazi (1956) が代表的内湾種とした 3 種はいずれも複数の種を 1 種として扱ったものである。したがって、彼の研究によって得られた種の水塊指標性を見直しが必要であり、新たな分類に基づいて種の水塊指標性を明らかにすることが内湾性カイアシ類の分布研究の当面の課題となっている。

1.3 研究の目的

この研究の目的は、上に述べてきた内湾性カイアシ類の研究の問題点を踏まえ、

- ・ 発育段階別の現存量
- ・ 発育段階別の鉛直分布
- ・ 種の水平分布

の 3 点に焦点をあて、内湾における浮遊性カイアシ類の現存量と分布をできるだけ詳しく調べ、そのデータから種レベルでの一般的傾向を把握することにある。これら 3 つのテーマはそれぞれ独立した研究とすることもできるが、内湾性カイアシ類の生態に関する基礎的現象を洗い直すという共通の目的を含んだものである。

浮遊性カイアシ類の現存量や分布は、時間、採集法、環境要因などによって変わることはいうまでもない。このため、データに偏りのない採集を行うことは当然であるが、一般的傾向を知るためにはできるだけ多くのデータから平均像を得ることが必要であり、偏りのないデータの多さがその結果の信頼性を評価する唯一の基準になる。一方では、データを平均化して比べることは、平均値には現れない情報 (例えば変化の大きさなど) が隠蔽されてしまうという指摘があるかもしれない。しかし、本研究の目的が一般的傾向を種間

あるいは発育段階間で比較することにある以上、比較のための同じ尺度が必要であり、データの平均化は避けられない方法である。もちろん、平均化によって無視できない情報が隠蔽されている場合は平均値のみの比較で終わらず、それを考慮して検討を行うことはいうまでもない。本研究では以上の目的を達成するために次のような採集を行った。

まず、採集を行った湾は日本海に面する京都府の舞鶴湾と久美浜湾、および東シナ海に面する長崎県平戸島の志々伎湾の3つである。これらの湾は閉鎖性が異なり、久美浜湾が最も閉鎖性が強くほとんど陸封状態の湾であり、逆に志々伎湾が最も開放的であり、湾内の環境は湾外とほとんど変わらない。舞鶴湾はその中間的な湾である。こうした環境の異なる湾でカイアシ類の組成と分布を調べ、比較することは、種の水塊指標性を一般化する上で好都合である。舞鶴湾では最も詳しい調査を行い、その結果から発育段階ごとの分布と種ごとの分布を検討した。温帯域のカイアシ類は出現する季節が限られたり、または一年中出现するがある季節にはその量が減るといった季節的消長がある。空間的分布も個体群の季節的消長に伴って変化することが予測される。また、ある種のカイアシ類は日周鉛直移動を行い、そのため鉛直分布も1日の時間帯によって異なることが予測される。したがって、本研究では分布の一般性を引き出すために、そうした時間的変化を考慮して各湾とも周年にわたる調査を行い、また、舞鶴湾では鉛直分布を調べるために昼夜採集も行った。

方法論的に従来のカイアシ類の研究とは違うところは舞鶴湾での採集方法にある。まず、すべての種のノープリウス1期まで完全に採集されるように、採取した海水を目合25 μ mのネットで濾すという方法を採用した。予備的実験では、舞鶴湾の最優占種である *Oithona davisae* のノープリウス1期は45 μ mの網目を抜けるが、25 μ mでは完全に採集されることが確かめられた。過去の内湾性カイアシ類の分布や現存量に関する研究では、同様の配慮から比較的細かい目合のネットを用いた採集はあるが(例えば40 μ m; Landry 1979)、本研究のようにノープリウス1期から完全に採集することを目的として行われた研究はほとんどない。また、舞鶴湾の優占種である *Acartia omorii* は、昼間極端な不均一分布をすることが知られており(Anraku 1975; Ueda et al. 1983)、同湾の Stn. P (後述)での現存量の調査では、2~4日間隔で1年以上にわたり昼と夜に採集を

行った。このように、より正確な現存量を把握するために、昼夜の分布の違いを考慮して長期間の夜間採集を続けた研究も例がない。

1.4 用語と略語について

自然科学で使う用語でも、どのような場合に使うかによって多少その意味が異なったり、定義が曖昧なものがある。ここでは、本論文中で使う用語の中で、そうした曖昧な語を英語と対比させて説明する。これは用語の解釈の違いによって読者に誤解を与えないための説明あり、それが一般的に正しい定義であるという意味ではない。

まず、「内湾」という用語は、海岸線に形成された半閉鎖的な湾で、かつ、地形的に湾内と湾外の境界を比較的明瞭に引くことのできるような湾を指す。したがって、湾内には一定の海水の停滞があり、当然、湾外と湾内は多少とも異なった水塊が形成されることになる。一方、ただ「湾」という場合は閉鎖性の度合を問わず、海岸線の陥入部すべてを意味する。例えば、若狭湾とか富山湾などは湾と呼ばれるが、閉鎖性はほとんどなく、内湾とは呼ぶにはふさわしくない。また「内湾性」とは、内湾域に分布が限られる、または、その出現量が内湾域で多くなるような分布様式を意味する。したがって、内湾で多く出現する種でも、湾外あるいは湾内に注ぐ河川の汽水域で同等あるいはそれ以上に出現する場合は内湾性の種であるとはいわない。英語ではこの「内湾」および「内湾性」に該当する 1 単語の用語は見あたらない。日本人の書いた英文論文の邦題として "neritic" を「内湾性」と訳している場合があるが、これは正しい訳ではない。Neritic は coastal と同義であり、陸棚上のすべての海域を指し (Lincoln et al. 1982)、正しくは「沿岸性」と訳さねばならない。「湾」に相当する英語としては bay、bight、gulf、inlet などがあげられる。著者はそれらの違いについて、これまで何人かの英語圏の研究者に尋ねたことがある。共通した意見はまず bay、bight、gulf は湾の規模による違いで、列挙した順に規模が大きくなる。ただし bay は日本語の湾と同様、規模とは関係なく使われることもある。Bay と inlet の違いは微妙であり、違いはないという答えもあったが、inlet は地形的に陥入の度合が強く、細長い bay であると指摘する人もいた。このため、上の述べた「内湾」の意味

では、それに最も近い英語は inlet ではないかと考えられる。Yamazi (1950~1956) の一連の研究でも inlet という語が使われ、著者もこれまで発表した論文では「内湾」の意味で inlet を使ってきた。内湾を inlet、内湾種を inlet water species とするのは正しい使い方であるという意見を米国の研究者 (Dr. F. D. Ferrari, Smithsonian Inst.) から聞いている。ただし、外国の文献ではあまり見かけない表現である。

外国の文献では陸水の影響を受ける海域に対して "estuary" という語がよく使われる。日本語では河口域と訳される場合が多いが、広義には海岸線の半閉鎖域はすべて estuary であり、必ずしも河川と海の境の汽水域のみを指していない。したがって、流入河川がなく外洋より高塩分になるような内湾でも estuary ということができる (Perkins 1974)。しかし、estuary の定義はともかく、一般的には大きな河川の河口域、あるいは湾やクリーク (水路)、ラグーン (なかば陸封された海岸線の浅い塩水池やサンゴ礁の礁原など) などに対して使われる場合がほとんどであり、上に述べた「陸水の影響を受ける海域」という解釈も誤りではないであろう。日本で「内湾」という語が頻繁に使われ、外国では "estuary" という語がよく使われる理由の 1 つは、海岸線が複雑で小規模の内湾が多い日本と、大きな河川の河口域が格好の研究の場となる外国の違いにあるのではないかと考えられる。いずれにしても、本論文中で外国の研究を引用する際、estuary は「河口域」、estuarine は「河口域の」または「汽水性」と訳した。

内湾に対して湾の外の海域を表す適切な用語は日本語、英語ともに見あたらない。Yamazi (1956) は inlet に対して oceanic という語を用いているが、oceanic は coastal に対する用語であり、陸棚を除いた沖合いの海域、すなわち「外洋」を指す。Coastal (または neritic) は沿岸の意味であり、海岸線から陸棚縁辺までの海域を指す。内湾も沿岸の一部である。したがって、内湾の外の海域は正しくは「内湾を除く沿岸外洋域」と表現されねばならない。しかし、本論文では頻繁にその海域を指す表現を使わねばならず、毎回その長い表現を使うとしたら、かえって文章が難解になると思われる。そこで本論文では、沿岸の正しい定義とは異なるが、湾外の沿岸域を指して「沿岸」という語を使うことにする。「沿岸性」は内湾性の反対の語であり、例えば「沿岸種」とは内湾に出現することがあっても内湾の外に同量以上に分布する種を意味する。実際、陸棚上に広く分布する種

は内湾域では出現量が減るのが普通であり、その分布の中心は湾の外にある。

本論文中では、カイアシ類に関する文献の慣例に習い、特定の発育齢 (instar) を指す場合は次の略語を用いる。

N1 ~ N6 ノープリウス1期 ~ 6期

C1 ~ C6 コペポディト1期 ~ 6期(成体)

ただし、成体については本文中では原則として略語は使わないようにした。

第2章 材料と方法

2.1 調査海域の概要

発育段階別の現存量と鉛直分布については舞鶴湾で、また、種の水平分布については舞鶴湾、久美浜湾、志々伎湾の3湾で調査を行った。

舞鶴湾 (Fig. 1) は、日本海に面した若狭湾の一肢湾で、面積は 25 km^2 である。湾口部は幅約 1 km の水道部になり、湾内は戸島を境に東湾と西湾に分かれる。水深は湾口部で 20 m 以上あるが、東西両湾は湾奥部に向けて徐々に浅くなり、平均水深は 9.4 m である。東湾には京都大学農学部附属水産実験所が、西湾には舞鶴海洋気象台があり、これまで湾内の動植物に関する多くの研究が行われている。プランクトンについては、古くは Yamazi (1953a)、古橋 (1957) の研究があり、近年では Furuhashi (1976)、上田 (1978) などが動物プランクトンについて、Furuhashi & Ebara (1978)、Nakahara (1978) などが植物プランクトンについて研究を行った。なお、古橋 (1980) は上田 (1975) の研究を中心に、それまでの舞鶴湾のプランクトン研究について紹介している。東西両湾奥部の海岸線には人口約 10 万人の舞鶴市の市街地があり、近年では湾内の富栄養化が進んで、暖水期にはしばしば赤潮が発生する (古橋・榎原 1976; 田中ほか 1977; 西岡ほか 1977)。湾に流入する河川はいずれも周囲の小さな山から流れ込む川で、大きな河川はない。このため、湾奥部を除き、大雨の後以外は塩分があまり下がることはない。舞鶴湾が水の停滞しやすい比較的閉鎖的な湾であることは地形からみても明らかであるが、Yamazi (1956) は全国各地の湾をプランクトン相から 6 タイプに分けた中で、舞鶴湾を 3 番目に閉鎖的なタイプとしている。日本海側の湾では潮の干満による潮位変化は少なく、舞鶴湾の場合は干満差は通常 50 cm 以下であり、京大水産実験所に設置した潮位計では湾内の固有振動による変化の方が著しい場合もあった。したがって、同程度閉鎖的な太平洋岸の湾よりも海水交換は悪いといえる。舞鶴海洋気象台 (1960) によれば、湾内の海水の流れは全般的にみて西湾で $10 \sim 20 \text{ cm/sec}$ 、東湾で 5 cm/sec 以下で、底層では無流に近い。恒流としては左旋流が認められ、西湾から東湾に水が移動する傾向がある。このこと

から、水の停滞の度合は西湾よりも東湾の方が大きいことが考えられる。沿岸からの影響では、湾口部の深さが 30 m ほどにすぎないため、かつては日本海の表層を流れる対馬暖流の流入しかないものと考えられたが、湾口部に冷水性のカイアシ類が発見され(上田 1975; 古橋 1975)、寒流起源の水塊も流入することが明らかになっている。

久美浜湾 (Fig. 2) は、舞鶴湾の西方約 40 km の位置ある面積 9 km² の湾である。この湾は砂嘴によってほとんど外海から遮断され、わずかに幅 30 m、長さ 300 m、平均水深 3 m の狭い水道によって沿岸と水が交流しているのみである。湾内は「フ」の字型に曲り、その屈曲部で最大水深 21 m となる。久美浜湾の環境については、田中 (1970) が水温、塩分、栄養塩、プランクトン、ベントス、底質、漁業の状況などについて、また、田中ほか (1970) が流入河川水の拡散状態のついてまとめている。それによると、湾内ではハマチとカキの養殖が盛んに行われ、富栄養化した状態がうかがわれる(例えば、溶存磷酸塩は 3 m 以深で通常 5 µg-at/l である)。また、湾内に流入する主要河川は湾奥南西端の川上谷川と屈曲部西側に流れ込む佐濃谷川の 2 本であるが、降水時以外は河口付近の 3 m 以浅の層に影響を及ぼすだけである。久美浜湾の過去のプランクトンの調査研究については、田中 (1970) が属以上の分類で季節変化を報告し、また、Yamazi (1954e) が種別に分布を調べ、*Oithona nana* (= *O. davisae*) と *Paracalanus parvus* (= *P. crassirostris*) が圧倒的に優占する高密度なプランクトン相を報告している。Yamazi (1956) はプランクトン相からみて久美浜湾は最も閉鎖的なタイプの湾に分類した。

志々伎湾 (Fig.3) は、長崎県平戸島の南端に位置する面積約 10 km² の小湾である。湾の形状はほぼ矩形をなし、北西に向かって幅約 2 km の湾口が開いて東シナ海に面している。湾口部の最大水深は 30 m をこえ、湾奥に向けて徐々に浅くなる。このように、湾の規模に対して湾口が広い上に、湾の軸が直線的で流れをさえぎる海底地形もなく、かつ、潮の干満差が大きい(著者の調査時の経験では 1.5 m をこえる)ことから、沿岸水が直接湾の奥まで流入するものと考えられる。湾に流入する大きな河川はなく、陸水の影響はあまり大きくはない。実際、浜田 (1980) によれば、水温、塩分の湾の内外差はないか、非常にわずかである。また、湾内の栄養塩濃度も湾外と変わらず、磷酸塩は暖水期には検出限界を割ることも多い。しかし、溶存酸素は湾奥部で高く、透明度は湾中央部と湾奥部の境

で急激に 2~3 m 変化して、湾奥部で低くなる傾向が得られている。これは、湾奥部にはある程度の水の停滞域があり、植物プランクトンが多いことを示唆している。本研究での志々伎湾のプランクトン調査は、水産庁西海区水産研究所が 1975 年から 1977 年にかけて当湾をモデル水域に行った総合研究（農林水産技術会議の特別研究「資源培養方式開発のための沿岸域における若齢期タイ類補給機構に関する研究」）の一環として行われた。本研究以外に志々伎湾を対象としたプランクトン研究はない。

2.2 プランクトンの採集と定量方法

2.2.1 舞鶴湾での採集と定量方法

本研究に用いた舞鶴湾のプランクトンサンプルは次の 4 種類である。

- (1) 1973 年~1974 年、Stn. P での層別採水サンプル
- (2) 1977 年~1978 年、Stn. P での昼夜の層別採水およびネット鉛直曳きサンプル
- (3) 1977 年~1978 年、湾内 7 定点での層別採水およびネット鉛直曳きサンプル
- (4) 1978 年春秋、Stn. P 近くの定点での 4 時間ごとの層別採水サンプル

(1) は著者が修士課程在学中に採集したもので、1973 年 10 月 26 日から 1974 年 10 月 25 日までおよそ 10 日間隔のサンプルである。京大水産実験所の浮き桟橋先端 (Fig. 1 の Stn. P) は水深が約 5.5 m あり、北原式採水器で表層 (0 m)、2 m、4 m、底直上の 4 層から各 1 l を採水した。ただし、1974 年 5 月 15 日と 25 日の 2 回は 2 m 層しか採集していないため、それらのデータは本研究から除外した。サンプルは直ちに中性ホルマリンで固定後、24 時間以上沈澱してプランクトンを集めた。採集は 13 時から 14 時の間に行った。修士論文 (上田 1975) では 2 m 層のサンプルのみを検鏡して、植物プランクトンの季節変化について報告したが、本研究では 4 層のサンプルすべてについて出現するカイアシ類を発育段階別に計数した。この結果は第 4 章で発育段階別の鉛直分布として報告する。

(2) は (1) と同じ Stn. P で、1977 年 10 月 3 日 (ネット採集は 6 月 16 日) から 1978 年 12 月 25 日まで 2~4 日間隔で、昼 (13~14 時) と夜 (20~21 時) の 2 回採集したサンプルである。各回の採集では、リゴー B 号採水器 (離合社) を用いて筒の上端を基準に海面か

ら 5 m 層まで 0.5 m 間隔で計 11 層から順に 1 ℓ ずつを採水し、かつ、海底からの北原式定量ネットの鉛直曳き 1 回を行った。採水器の筒の長さが約 30 cm あることから、5 m 層の採集は海底直上となり、プランクトンネットで海底からの鉛直曳きを行ったのと同様、海底から海面までの全層のプランクトンがほぼ連続的に採集されていると考えられる。また、プランクトンの採集と同時にサリノグラフ（鶴見製機）で各層の水温と塩分を測定した。採水サンプルは発育段階別現存量の季節変化を見るためのもので、採集後、目合 25 μ m のネットで 11 層分のサンプルを合わせて濾過し、1 つのサンプルとして中性ホルマリンで固定した。研究対象として優占種に焦点を当てており、かつ、それらの種は数 ℓ のサンプル中にも十分な個体数が出現するため、各サンプルとも 5/11 のサブサンプル（海水 5 ℓ 相当分）を計数した。サブサンプルの抽出は、サンプルを 11 mℓ に濃縮し、先端を切り落としたメスピペットで攪拌しながら 1 mℓ ずつをとって 5 回検鏡するという方法で行った。ネット採集サンプルは、*Acartia omorii* と *A. hudsonica* の成体現存量の季節変化を得るため、夜間のサンプルのみを検鏡した。これについては、繁殖期は最小 1/16 まで分割してサブサンプル中の個体数を計数したが、非繁殖期は分割せずにサンプル全量を検鏡した。個体密度は濾水量を 220 ℓ として計算した。これらの結果は第 3 章で報告する。

(3) は京大水産実験所が調査船「緑洋丸」を使って行った湾内 7 定点 (Fig. 1) の月例定期観測において、1977 年 10 月から 1978 年 12 月までの 15 カ月間にわたり、表層はバケツ採水、中底層は 12 ℓ バンドーン採水器で 5 m 間隔で採集したサンプルである。採集層は、Stn. M では 20 m までの 5 層、Stns. W1、E1 では 15 m までの 4 層、Stns. W2、E2 では 10 m までの 3 層、Stns. W3、E3 は表層と 5 m の 2 層である。採水した海水は 10 ℓ を船上で直ちに目合 25 μ m のネットで濾過し、プランクトンを集めて中性ホルマリン固定した。各採集層の水温・塩分は STD（鶴見製機）で、クロロフィル量はバリオセンス (INPULSPYSIK) で測定した。プランクトンサンプルは 1/2 量（海水 5 ℓ 相当）について各種とも発育段階別に個体数を記録した。また、各定点では北原式定量ネット（口径 22.5 cm、目合 0.1 mm）を用い海底約 1.5 m 上から海面までの鉛直曳きを行った。このネットサンプルについては、幼体の識別が困難な *Acartia omorii* と *A. hudsonica* の水平分布

を明らかにするために、2種の2月、4月、6月、12月の成体を計数した。舞鶴湾で採集したサンプルのうち、このネットサンプル以外では2種の識別は行っていない。これらの結果は、第4章での Stn. E1 における発育段階別鉛直分布として、また第5章での湾内分布として報告する。

(4) は1978年3月29日～30日、および10月19日～20日に約4時間間隔で1昼夜、水産実験所近くの水深約13mの地点に「緑洋丸」を錨泊して採集した鉛直分布サンプルである。各採集時とも表層はバケツで、深さ2.5mから12.5mまで2.5m間隔の12層からは3ℓバンドーン採水器を用いて、3月は各層から10ℓ、10月は5ℓを採水した。採取した水は、直ちに目合25μmのネットで濾過してプランクトンを集めた。各層の水温・塩分は、3月はサリノグラフ（鶴見製機）で測定したが、10月は機械の故障のため採取した水の棒状水銀温度計による測温と後日サリノメータによる塩分測定を行った。なお、観測初日の日の入りは3月29日が18時17分、10月19日は17時19分、翌日の日の出は3月30日が5時49分、10月20日は6時08分である（いずれも舞鶴港基準）。プランクトンサンプルは海水5ℓ相当を検鏡し、発育段階別に個体を計数した。この結果は第4章に報告する。

2.2.2 久美浜湾での採集と定量方法

久美浜湾では種別の水平分布を調べるために、Fig. 2 に示した Stns. A～D の4点で、1977年10月から1978年10月まで月1回の割合で採集した。採集は北原式定量プランクトンネットを用い、Stns. AとDでは底から約1.5m上から海面まで、Stns. B、Cではそれぞれ15m、10mの深さから海面までの鉛直曳きを行った。ネットの濾水量は舞鶴湾の場合と同じく濾水効率100%として計算した。各採集では海面と中・底層から採水を行い（中・底層の採水はリゴーB号採水器を使用）、棒状水銀温度計による測温と後日サリノメータによる塩分測定を行った。プランクトンは、出現量に応じて1/25から5/8のサブサンプルを2.2.1と同じ方法で抽出し発育段階別に計数した。ただし、3月から5月までのサンプルには *Acartia omorii* と *A. hudsonica* が混じって出現し、幼体の識別ができないため、サンプルを分割せずに成体のみを種別に全量計数した。この結果は第5章で報

告する。

2.2.3 志々伎湾での採集と定量方法

志々伎湾のプランクトンサンプルは1975年5月から1976年5月まで毎月1回 Fig. 3 に示した22点で採集した。採集方法は濾水計の付いた口径43 cm、側長180 cm、目合0.1 mmの円錐形プランクトンネットの底近くからの鉛直または斜め曳きである。サンプルはフォルサムのプランクトン分割器で最小1/64にまで分割した後、さらに先端を切り落としたメスピペットで攪拌しながら抽出し、1977年8月は濾水量20 l以上、その他の月は100 l以上のサブサンプル中の全個体数を計数した。志々伎湾での調査は種の分布を調べることを目的としているため、成体・幼体の区別せずコペポディドとして一括して計数した。なお、*Acartiura* 亜属の近縁な *Acartia omorii* と *A. hudsonica* の識別については、本研究のサンプル中からは *A. hudsonica* の成体はまったく見られなかったため、同亜属の幼体はすべて *A. omorii* であるとみなした。この結果は第5章で報告する。

2.3 幼生・幼体の同定と発育齢の識別について

カイアシ類は脱皮のたびに体節数や棘などが変わり、種の同定は原則として成体でなければ行えない。しかし、サンプル中に成体と幼体がともに出現する場合は、その形態的な連続性から幼体の種を決めることは不可能ではない。もし、形態的に似た別の種が出現しないなら、幼体の種の同定はそう難しくないが、同属または近縁属の2種以上が同じサンプル中に出現する場合、それらの幼体の識別は困難なことが多い。幼体の記載はこれまで断片的にしかないため、後者の場合、現状では幼体の種を識別できる形質を自らの標本で探すしかない。例えば、志々伎湾の *Acartia omorii* と *A. steueri* の幼体は、同じ発育段階での大きさも全体的な形態も酷似する。しかし、*A. omorii* には吻糸 (rostral filament) がなく、*A. steueri* にはあるという成体での違いは C2 以降の幼体にもみられ、それによって C2 以降の幼体を識別することができた。*Paracalanus parvus* の幼体は沿岸性の *Clausocalanus* や *Acrocalanus* の幼体と類似するが、頭胸部に対する第1触角および複

部の長さが各属で微妙に異なり、識別可能である。また、*Paracalanus parvus*と*P. crassirostris*も各湾とも同時に出現する時期があるが、同じ発育齢の個体では大きさが異なるため、発育齢を識別すれば分類することができた。しかし、舞鶴湾や久美浜湾の*Acartia omorii*と*A. hudsonica*の幼体のように優占種であっても識別できない場合もあった。

一方、カイアシ類のノープリウス幼生は変態してコペポディトになるため、形態的な連続性からノープリウスの種を同定することはできない。このため、ノープリウスについてはこれまで報告されている断片的な記載をもとに、同種または同属種の記載と照らし合わせて同定するしかない。本研究では、*Paracalanus crassirostris*はOgilvie (1953)およびBjörnberg (1972)、*Oithona davisae*はFaber (1966b)、*Microsetella norvegica*はHirakawa (1974)、*Euterpina acutifrons*はHaq (1965a)の記載とそれぞれ比較して同定した。また、舞鶴湾の*Acartia omorii*と*A. hudsonica*のノープリウスはConover (1956)の*A. clausi* (= *A. hudsonica*)の記載と比較し、*Acartia* spp.としてまとめて同定した。なお、古賀(1984)が日本産カイアシ類ノープリウスの検索表を作成し、その同定は本研究のサンプルを検鏡した時よりは容易になっている。

ノープリウスとコペポディト幼体の同定方法は以上の通りであるが、実際的には、計数中に細かい部位を観察したり逐一サイズを計ってはい検鏡に手間がかかり、大量のサンプルを処理することはできない。また、発育段階が初期であるほど識別は難しくなり、たとえ検鏡する目が慣れても紛らわしい個体が出現するのは避けられない。こうした場合、もし、一方の種の識別できる個体が他方のそれより圧倒的に優占するなら、紛らわしい個体は優占種の方に分類して計数した。具体的には、舞鶴湾および久美浜湾の*Oithona davisae*と*Paracalanus crassirostris*には、それぞれ*O. brevicornis*と*P. parvus*のノープリウスと初期幼体が含まれている可能性がある。それによって優占種の現存量は過大評価することになるが、データから得られる全体的な傾向に大きな変化を与えることはないと考えられる。しかし、紛らわしい種の中で1種のみが圧倒的に優占することがない場合は種を識別できない個体はspp.としてまとめ、本研究のデータとしては使用していない(ただし、舞鶴湾の*Acartia* spp.は除く)。

舞鶴湾の *Oithona davisae*、*Paracalanus crassirostris*、および *Acartia omorii* と *A. hudsonica* からなる *Acartia* spp. については、可能な限り細かく発育齢を識別して計数を行った。識別はコペポディトについては容易である。すなわち、C1～C3 はいずれの種も遊泳脚の数が2対、3対、4対であること、C3～C5は腹節数が発育とともに増えることで識別できる。また、カラヌス目の *P. crassirostris* と *Acartia* spp. はC4から雌雄の識別が可能である。*O. davisae* は Uchima (1979) によればC5で雌雄の違いが見られるが、本研究を始めた時にはC5の雌雄の判別は明らかでなかったため、成体のみ雌雄を分けて計数した。C5と成体の違いは、とくに雌では腹節数が同じであるため注意を要する。*P. crassirostris* と *Acartia* spp. では成体の生殖節は生殖孔が開き、生殖器官の発達が生体内に観察されるが、C5の生殖節にはそうした器官の発達はしない。*O. davisae* の場合、C5雌も成体雌も後体部が5節(最初の節は胸節であるため複部は4節)であるが、これは成体への脱皮の際に第4腹節(肛門節)が分節するかわりに、第1節と第2節が癒合して生殖節になるためである。したがって、C5雌では肛門節が、成体雌では生殖節が最大の腹節となることでそれらを識別できる。

ノープリウスの発育齢の識別は、*P. crassirostris* については Björnberg (1972)、*Acartia* spp. については Conover (1956) のノープリウスの記載と照合して行った。*O. davisae* については当初記載が無かったため、Haq (1965b) の *O. nana* の記載から類推したが、その後、Uchima (1979) が本種(*O. brevicornis* として)の全発育段階について記載し、誤りがないことを確認した。ただし、*O. davisae* のN4～N6は腹側から観察して付属肢の発達具合を高倍率で観察しないと識別できないため、それらの発育齢はまとめて計数した。同じ理由により、*Acartia* spp. も Stn. P における1973年～1974年のサンプルではN4～N6をまとめて計数した。

Acartia と *Paracalanus* の浮遊卵についても計数した。これらの卵については室内で成体に産卵させてその形態を確認した。ただし、両者と近縁な種の卵の形態的差異は確認しておらず、近縁種の卵も混同して計数されている可能性がある。しかし、先に述べたようにその割合は大きくないと判断される。

第3章 現存量の発育段階別比率

3.1 はじめに

カイアシ類のこれまでの野外研究において、ノープリウス現存量の過少評価という傾向があることはすでに述べた。プランクトンの採集は、目的とする生物のサイズによってその方法が異なり、中型プランクトン (mesoplankton) として扱われるコペポディトと小型プランクトン (microplankton) のノープリウスでは、一般に異なった採集法が用いられる。このため、上の傾向は、これまでのカイアシ類の野外研究では主にコペポディトを目的とした採集方法がとられたためであるといえる。通常のプランクトンネットで定量的に採集できるコペポディトに比べ、ノープリウスの定量採集は難しく、この傾向は今後変わることはないであろう。大事なことは、通常のプランクトンネットで採集した場合に、ノープリウスが過少評価されるということを念頭において、得られたデータを解析することである。過少評価の程度が採集方法によって変わることも考慮されねばならない。したがって、コペポディトとノープリウスの実際の現存量の一般的比率について、研究者は正しい認識を持つ必要がある。

しかし、たとえコペポディトとノープリウスをともに定量的に正しく採集できても、そのデータからすぐに現存量の一般的比率を知ることはできない。第一に、第4章で報告するように、発育段階によって鉛直分布が異なるため、特定の層からの採集では発育段階別データに偏りが生じることになる。第二に、*Acartia* の成体は、日中、海底にスウォームを形成することがあるため (Ueda et al. 1983)、昼間の定点採集ではその海域の実際の成体現存量よりかなり過少評価されるおそれがある。第三に、カイアシ類の繁殖には季節的な周期があり、発育段階別の現存量比率も季節的に変ることが予想される。コペポディトとノープリウスの一般的な比率を知るためには、これらの問題をクリアした形の採集を行う必要がある。1977年から1978年にかけて Stn. P で行った採集は、海面から海底直上まで 0.5 m 間隔の 1 l ずつ計 11 l の採水であり、鉛直分布の違いによるデータの偏りはあまりないと考えられる。また、*Acartia* の成体の日中のスウォームの予測して、昼間の

採集に合わせて、個体がより分散する夜間の採集も行った。さらに、採集は2~4日間隔で年間を通して行ったものであり、繁殖期を通してのそれらのデータの平均は、すなわちその種の平均値であるとみなすことができる。優占種である *Oithona davisae*、*Paracalanus crassirostris*、*Acartia omorii* および *A. hudsonica* の4種については、それらの最多出現期には1ℓ当りの海水中にコペポディドが数10から数100のオーダーになり、11ℓの採水で定量解析に十分な量の個体が採集されたことはいうまでもない。また、濾過に用いたメッシュは25μmで、N1の個体から完全に採集されていることは第2章で述べた通りである。内湾性カイアシ類についてのこのようなデータはこれまで例がなく、優占種現存量の一般的な発育段階別比率として貴重な資料となるであろう。

もし被食等による減耗がないと仮定すると、理論的には発育段階別の現存量の平均比率は各発育段階の滞留時間に比例する。逆に言えば、齢滞留時間の比率と現存量の平均比率との食い違いは天然での減耗が要因であると考えることができる。したがって、飼育実験により齢滞留時間が分かっている場合は、現存量の発育段階別比率の正確な野外データから減耗の大きさや、また、成体の平均生残日数を推測することが可能になる。浮遊性カイアシ類について、こうした野外データを用いて天然での減耗の大きさや成体生残日数について推測するのも新しい試みである。

各発育段階ごとの平均的な現存量比率を求めるには、出現期を通しての平均現存量の比率を計算するか、または採集日ごとの現存量比率の平均を計算するかのいずれかである。一般に、定点採集での動物プランクトンの採集量は、その海域における個体群の増減とともに物理的集積作用などによる不均一分布による見かけの増減が大きく影響する。また、動物プランクトン個体群は指数関数的に増減するため、各採集日の個体密度を算術平均した場合、最も個体密度の高い日のデータが結果に強く影響することになる。事実、*Oithona davisae* のC1の夜間採集結果を例にとれば、128日の採集のうち個体密度が100/ℓ以上の日は5日(3.1%)にすぎないが、その5日の合計は年間合計の25.0%に達している。これらのことから、採集期間中の平均現存量から求めた発育段階別比率は、不均一分布による誤差と現存量の大小による偏りを含んだ値である。一方、採集日ごとに得た現存量比率の平均をとる方法では、個体密度の低い日の比率は採集・計数誤差が大きくな

り、それらの日の比率を個体密度の高い日の比率と一緒にして平均を求めることに問題がある。しかし、平均を求めるためのデータ数が十分であるなら、個体密度の高い時期だけの平均をとったり、あるいは高密度の時期と低密度の時期に分けて計算することによって、ある程度その問題は解決される。このため、この方法の方が出現期間中の平均的現存量比率を表すのにより適当であると考えられ、ここでは採集日ごとの比率の平均を使って結果を紹介する。

本章では、1977年から1978年に行った舞鶴湾 Stn. P での結果から、優占種 *Oithona davisae*、*Paracalanus crassirostris* および *Acartia omorii* と *A. hudsonica* の現存量の発育段階別平均比率について検討するが、それらの計算のもとになる現存量の季節変化を環境データとともに先に報告する。

3.2 結果

3.2.1 現存量の季節変化

Stn. P での水温・塩分の季節変動を Fig. 4 に示した。水温は大きな季節変動があり、最高 31.2°C (1978 年 7 月 24 日、水深 0 m)、最低 6.3°C (同 2 月 3 日、水深 0 m) であった。水深 5 m までの水温躍層は 5 月から 8 月まで認められ、11 月から 2 月までは水温逆転層が形成される。1977 年と 1978 年を詳しく比較すると、1978 年秋の水温の低下は前年より早く、20°C まで表層水温が下がる時期で約 1 週間の違いがみられた。塩分は、表面では降水によりしばしば 30% を下回るが、5 m 深では年間を通して比較的一定で 31.2~34.5% の範囲を変動した。4 月中旬から 7 月下旬まで 5 m 層の塩分は比較的高く 34% 前後の値を示したが、その他の期間はおおよそ 33% であった。

採水法で得た Stn. P における *Oithona davisae*、*Paracalanus crassirostris* および *Acartia omorii* と *A. hudsonica* の昼夜の現存量をそれぞれ Fig. 5 から Fig. 7 に示した。このうち *O. davisae* (Fig. 5) と *Acartia* spp. (Fig. 7) は N1 から成体までの全発育段階の合計であるが、*P. crassirostris* (Fig. 6) については 12 月下旬から 7 月中旬までは同属種である *P. parvus* が比較的良好に出現して、ノープリウスを分けて計数することがで

きなかったため、C1 から成体までのコペポディド期のみの合計数で示してある。また、舞鶴湾では夏から秋に大きさのよく似た *A. sinjiensis* が繁殖し、*A. omorii* と *A. hudsonica* の出現初期と末期には *A. sinjiensis* のノープリウスが混同して計数されている可能性があるため、*A. omorii* と *A. hudsonica* については1月から5月までを Fig. 7 に示した。

Oithona davisae は舞鶴湾では年間を通して最も優占的な種である。繁殖盛期は5月から9月までの暖水期で、この時期にはノープリウスを含めた全発育段階の個体密度が通常 400/ℓ 以上になり、夜はしばしば 1000/ℓ をこえた (Fig. 5)。最高個体密度は 1978 年 6 月 19 日の夜に記録された 2911.0/ℓ である。ちなみに全サンプルの最高値は、1978 年 9 月 19 日に行った湾内分布調査の Stn. E3 での表層採水サンプルで、7084.0/ℓ (ノープリウス 6340.0、コペポディド 744.0) である。これは、コペポディドのみの値としては Hirota & Tanaka (1985) が有明海で北原式プランクトンネット (目合 0.1 mm) を使って記録した 1337.3/ℓ には及ばないが、ノープリウスを含めた1種のカイアシ類の個体密度としては天然で記録された最高値であろう。一方、1月から3月までの冬季は 100/ℓ 以下の密度で、とくに少ない日は 10/ℓ 以下となった。このように *O. davisae* は明らかに暖水性の種であり、その季節変化は水温の変化に類似している。昼夜を比べた場合、年間の平均個体密度 (昼 346.3/ℓ、夜 343.3/ℓ) や、より多く出現した回数 (昼 62 回、夜 67 回) に有意な差はなかった。

Paracalanus crassirostris は、Stn. P では7月下旬から12月中旬までコペポディドが 1.0/ℓ をこえる出現量があり、1月から6月までの期間にも 1.0/ℓ 以下の量で出現した (Fig. 6)。最も多くなるのは8月、9月の高水温期であった (ただし、最高個体密度は10月6日夜の 124.6/ℓ であった)。したがって、この種は年間を通して出現する暖水種であり、量的に多くなるのは真夏から秋までであるといえる。水温条件がよく似た久美浜湾では多少違った季節変化の様相を呈したので、比較のためにそれを Fig. 8 に示した。こちらは目合 0.1 mm の北原式プランクトンネットで採集したコペポディドの量であり、初期コペポディドはかなり網目から逃げていると考えられるため、実際の現存量はより多いはずである。久美浜湾では、年間を通していずれかの採集点で 1.0/ℓ 以上のコペ

ポディト出現量があり、最も個体数が多くなるのは6、7月で、舞鶴湾より2ヵ月早く繁殖盛期を迎えている。7月下旬から12月中旬まで Stn. P での昼夜の現存量を比較した場合、平均個体密度(昼 22.1/ℓ、夜 26.7/ℓ)、より多く出現した回数(昼 24回、夜 42回)とも夜間の方が大きく、一般に夜間の出現量の大きい傾向が得られた。

Acartia omorii と *A. hudsonica* については、上に述べたように、出現初期(11、12月)と末期(6、7月)には夏秋の *Acartia* 優占種である *A. sinjiensis* が同時に出現するが、Fig. 7 に示した1月から5月までの図は純粹に *A. omorii* と *A. hudsonica* のみの量であると考えられる。Stn. P では出現期後半にあたる3月初旬から5月中旬までが最も多くなり、その間の平均個体密度は昼 29.6/ℓ (ノープリウス 21.5、コペポディト 8.2)、夜 49.6/ℓ (ノープリウス 34.3、コペポディト 15.3)で、夜間の平均密度が昼の1.7倍になり、明らかに夜間によく出現した。とくに成体の出現量は昼夜の差が著しく、昼平均 0.5/ℓ に対し夜 4.5/ℓ で、夜間に昼の9倍の出現量があった。Fig. 9 は夜間のネット採集サンプルから得た2種の成体出現量を種別に表したものである。このサンプルの濾水量は 0.22 m³ で、サンプル全量を検鏡しているため、出現の検出限界は 4.5/m³ である。それによれば、1977 年では *A. omorii* は 12 月 5 日に、*A. hudsonica* は 11 月 28 日に最初の成体が現れ、約7ヵ月後の6月中下旬に両個体群は急激に減少し、それぞれの1978年7月14日と17日にサンプル中から消失した。また、1978年冬の個体群は前年よりやや早く11月20日に2種とも最初の成体が現れた。このように、2種の季節的出現期間はまったく同じであると考えられる。出現期間中の Stn. P での成体出現量は、*A. omorii* は出現初期から後期にかけて次第に増加して末期の6月に出現量が最も大きくなったが、*A. hudsonica* では中期の4、5月に最も多くなった。採水サンプルで得たノープリウスを含めた2種の合計量は3~5月に最も多くなったが、成体の2種の割合からするとその間の Stn. P では *A. hudsonica* が大部分であったと推察される。

3.2.2 発育段階別現存量の平均比率

現存量の発育段階別比率が季節によってどの程度変動するかを知るために、先に全発育段階中のノープリウスの割合の季節変化について結果を示す。*Oithona davisae* のノー

ブリウスの割合は、年間では 9.5% から 96.6% まで大きく変動するが、2 月から 4 月までを除いて、ほとんどの日において 50% から 90% までの範囲に入った (Fig. 10)。2 月から 4 月までは本種の出現量が年間で最も少なくなる時期であり、ノーブリウスの割合は常に 60% 未満であった。他の季節についても出現量 (Fig. 5) とノーブリウスの割合を比べると、出現量が低下した日にはノーブリウスの比率も低下する傾向が認められた。*Paracalanus crassirostris* については、1978 年の最多出現期である 8 月 11 日から 10 月 23 日の期間のノーブリウスの割合を Fig. 11 に示した。9 月中旬はノーブリウスの割合がコペポディトより少なく 23.7~36.2% しかなかったが、他の繁殖期間中は大体 50% から 80% の範囲であった。しかし、*O. davisae* のような出現量とノーブリウスの割合との関係は本種についてはとくに認められなかった。*Acartia omorii* と *A. hudsonica* については、全発育段階の合計個体数が 10.0/ℓ をこえる 3 月 3 日から 5 月 15 日までの 2 ヶ月半のノーブリウスの割合を Fig. 12 に示した。3 月初旬から中旬にかけてノーブリウスの割合が 91% から 35% まで急激に減少するが、その後は持ち直し、5 月 16 日に 34% まで下がったのを除いて、その他の日は 55% から 88% の間を変動した。以上のようにノーブリウスの割合は、優占種のいずれもが一時的に 50% を下回ることもあるが、通常は 50% 以上 90% 以下であった。この変動の要因は、発育段階別分布の違いや、各世代群 (コホート cohort) の成長に伴う発育段階別比率の変化を反映したものと考えられる。図に示した期間は、少なくとも 1 世代の長さをこえており、かつ、比率を求める計算に十分な出現量が得られている。したがって、その期間中の発育段階別採集量の比率の平均は、実際の現存量比率の平均に近いものであるとみなしてよいであろう。

優占種の各発育段階の平均比率を Figs. 13~16 に示した。また、コペポディト後期の雌雄の比率を Table 1 に上げた。いずれも上記 Fig. 5 から Fig. 7 に示した期間中の平均をとったものである。*O. davisae* については個体密度によって発育段階別比率に違いが見られたため、全発育段階の密度が 50.0/ℓ より高い日と低い日のそれぞれの平均比率を Fig. 14 に示した。

成長に伴う現存量の平均比率の変化は種によって明らかな違いが見られた。まず、*O. davisae* では、比率はノーブリウス期に直線的に急激に減少するが、コペポディトになる

とほぼ一定の値を示し、成体で再び増加した (Fig. 13)。昼間と夜間の違いはあまりないが、夜間はノープリウス初期と成体の比率が昼間より大きい傾向が見られた。年間を通したノープリウス合計比率はコペポディト合計の昼間 3.1 倍、夜間 2.9 倍になる。成体に対するノープリウスおよびコペポディト幼体の年間平均比率はそれぞれ昼は 14.2、3.6 倍、夜は 10.6、2.6 倍であった。また、成体は夜間で雌が雄の 5.4 倍、昼間で 4.3 倍であった (Table 1)。なお、個体密度の高い日と低い日を比べた場合、高密度の日は初期ノープリウスの比率が小さく、コペポディトの比率が大きい傾向が明らかであった (Fig. 14)。

P. crassirostris では、昼夜とも N3 の平均比率が最も大きくなったが、N6 までに急激に比率は減少した (Fig. 15)。N6 から C1 で一旦増加するが、その後は徐々に減少し、成体で再び増加した。ノープリウス合計比率はコペポディトの昼間 2.1 倍、夜間 1.8 倍であった。成体に対するノープリウスおよびコペポディト幼体の平均比率はそれぞれ昼は 9.7、3.7 倍、夜は 7.1、3.0 倍であった。また、C4 および C5 の性比は 1 に近い値であったが、成体では雌が多く、雌は雄の昼間 4.8 倍、夜間 5.4 倍の比率であった (Table 1)。

Acartia spp. では、N2 で平均比率が最も大きくなり、N3 で減少するが、その後は C1 まで同程度の比率となり、前 2 種とは異なって C2 以降で再び明らかな減少傾向が見られた (Fig. 16)。昼夜を比較すると、夜はノープリウス後期からコペポディト前期の発育中期の比率が昼より小さく、コペポディト後期の比率が大きい傾向が得られた。とくに成体の夜間の比率は昼間の 3.6 倍になった。ノープリウス合計比率はコペポディトの昼間 2.3 倍、夜間 1.8 倍であった。成体に対するノープリウスおよびコペポディト幼体の平均比率はそれぞれ昼は 27.2、10.7 倍、夜は 6.8、2.8 倍であった。コペポディト後期の性比は、*P. crassirostris* 同様、成体でのみ雌の割合が大きく、雌は雄の昼間 2.7 倍、夜間 2.6 倍であった (Table 1)。

3.3 考察

温帯内湾域においてカイアシ類現存量の季節変化の要因として、水温、塩分、日長、餌密度、捕食者密度、その種自身の繁殖世代の交代などが上げられる。生育可能水温の範囲

をこえる水温の季節変化がある場合は、当然、季節的出現が制限されることになる。その例は舞鶴湾における *Acartia omorii* と *A. hudsonica* に見ることができる。この2種は温度に対しては同じ耐性を持つと考えられ、夜間のネット採集ではともに11月下旬から12月初旬に最初の成体が現れた。冷水性の *Acartia* が休眠卵によって越夏することは今日ではよく知られている。Uye (1985) は、瀬戸内海の "*A. clausi*" (= *A. omorii*) は春の日照時間の延長によって休眠卵を産卵するようになるとした。Sullivan & McManus (1986) は、北米東岸の Narragansett 湾の *A. hudsonica* の季節的な出現と消失について調べ、16°C という水温が休眠卵産卵の引き金になると述べている。いずれにしても、舞鶴湾の上記 *Acartia* 2種が休眠卵を産卵して7月中旬以降にプランクトン中から消失することは疑いないところであるが、6月下旬から7月上旬にかけての急激な成体数の減少は、休眠卵の増加によるノープリウス加入量の減少よりも高温による未成熟個体の発育停止が原因ではないかと考えられる。Uye (1985) は、瀬戸内海の "*A. clausi*" が6月でも休眠卵より非休眠卵を多く産卵することを報告している。したがって、舞鶴湾でも6月もノープリウスの加入は続き、それが成長した成体の加入は6月下旬から7月になるはずである。事実、成体数が急減する1978年6月23日のサンプルには、*A. omorii* または *A. hudsonica* とみられるコペポディド後期幼体がまだ多く (1800/m³) 出現した。夏は水温躍層が著しく、かつ、第4章で述べるようにコペポディド後期個体の分布が底層に偏ることから、6月下旬の底層水温 20°C が本種にとっての限界水温であると考察される。一方、季節的出現の始まりは越夏した休眠卵の孵化によるものであるが、1977年の秋では底層水温が11月11日に20°Cを下回り、最初に *A. hudsonica* の成体が出現したのが17日後(11月28日)であった。1978年では水温低下が前年よりやや早く、11月3日に底層水温が20°Cを下回り、2種の成体がやはりその17日後に初めて出現した。この17日の時間差は、Uye (1980) が報告した20°Cをやや下回る水温での "*A. clausi*" の孵化から成体までの発育日数と一致する。すなわち、*A. omorii* と *A. hudsonica* の越夏卵は、夏の高温を経た後、底層水温が20°Cを下回ることによって孵化すると考えられる。以上のことから、舞鶴湾の *A. omorii* と *A. hudsonica* の季節的な出現と消失はともに厳密に温度に制御されており、底層水温が20°C以下になることが繁殖の必要条件であると結論さ

れる。

Oithona davisae と *Paracalanus crassirostris* はともに年中出現し、夏季に多くなることから、舞鶴湾の年間水温範囲で生存可能な暖水種であるといえる。冬季の現存量の減少はやはり低水温による繁殖の抑制と考えられる。*O. davisae* は1~3月に最も少なくなり、この期間中の底層水温も年間で最も低く12°Cを下回る。第4章で述べるように低水温期の分布が底層に偏ること、および底層水温が12°Cを上回る4月には個体数が急激に増えることから、本種の繁殖限界水温はおおよそ12°Cといえる。一方、*P. crassirostris* については、舞鶴湾 Stn. P では7月中旬から12月上旬までが個体密度の高い時期であり、この期間中の水温は夏の最高水温から秋の水温低下期にあたる。また、久美浜湾では6月から個体数が多くなり、舞鶴湾より1ヵ月以上早く繁殖盛期に入っている。こうした湾による違いは、餌密度や捕食者密度などの違いが要因として考えられるが、本研究ではそれを説明できるデータはない。12月初旬まで Stn. P でのコペポデイト密度が10/l をこえる日があることから、繁殖に適した水温は少なくとも15°C以上と考えられる。また、水温が15°Cをこえる5月でも個体の増加が見られないことから、繁殖盛期の開始は水温以外の要因によると推察される。

カイアシ類の発育段階別の現存量は、理論的には加入量、齢滞留時間、減耗の大きさの関数で表すことができる。仮に、すべての発育段階の齢滞留時間が等しく、かつ、減耗がないとすれば、各発育段階の現存量比率は等しくなる。本研究では、発育段階別比率の減少のし方に種による違いはあるが、いずれの種もノープリウス初期または中期から成長に伴って現存量比率が減り、成体で再び増加する傾向が得られた。これまでのカイアシ類の成長に関する飼育実験によると、*Acartia* 属や *Euterpina acutifrons* ではN1から成体まで各齢の発育時間がほぼ一定である等時成長 (isochronal development) を行うが (Miller et al. 1977; Uye 1980; Landry 1983; Sciandra 1986)、それ以外は一般に非等時成長である (Landry 1983; Peterson 1986)。Landry(1983)によれば、非等時成長では成長後期の方が齢滞留時間が長くなる傾向がある一方、N2 または N3 においては他のノープリウス齢とは異なり、最も滞留時間が長くなる種が多い。こうした事実をもとに本研究の結果は次のように考察される。

まず *Oithona davisae* については、Uchima (1979) によれば、本種の齢滞留時間は、N1 は 2-3 日、N2 から C4 まで 1 ないし 2 日、C5 は 3 日、成体は室内での最大生残日数として 34 日が記録されている。これから N2 から C4 まではほぼ等時成長と考えられ、本研究で得られたノープリウス期の成長に伴う現存量の急激な減少は減耗によるものであると考えられる。また、Fig. 13 に示されたノープリウス期の比率の減少がほぼ直線的であることから、現存量に対する減耗量の割合（すなわち減耗率）はノープリウス後期ほど高くなることが示唆される。一方、C1 から C4 までの一定した現存量比率は、コペポディト期の減耗が小さいことを示している。成体の比率が幼体齢より高くなるのは、雌雄合わせた成体の平均生残時間が幼体の齢滞留時間より長いためである。成体の雌雄の比率の違いもまた、遺伝的性比が 1:1 であるとするなら、雌雄の生残時間の違いによるものであると考えられる。その平均生残時間は、夜間の発育段階別比率から雌雄の生残時間は C5 滞留時間のそれぞれ 2.0 倍、0.5 倍と計算され、この値は Uchima (1979) の結果から水温 20°C ではそれぞれ約 6 日、約 0.5 日ということになる。なお、個体密度の高い日は低い日に比べて初期ノープリウスの比率が小さく、コペポディトの比率が大きくなる傾向があったが、これは個体数が少ない低水温期における初期ノープリウス加入量の減少とコペポディト期の齢滞留時間の延長が要因であると推察される。

Paracalanus crassirostris の齢滞留時間を求めた飼育実験結果はないため、ここでは Landry (1983) による *P. parvus* についての実験結果を参考に *P. crassirostris* の発育段階別比率を考察する。彼の実験から得られた 15°C での各齢の滞留時間を、比較のために *P. crassirostris* の現存量比率の図 (Fig. 15) に記入した。それによると、*P. parvus* はノープリウスの初期 (N1、N2) と後期 (N5、N6) で発生時間が短くなる非等時成長であり、その変化のし方が *P. crassirostris* の現存量比率の変化に非常によく符合している。すなわち、両グラフとも N1 から N3 にかけて急激に増加、N3 から N6 にかけて減少、および C1 で一時的に増加しており、これらが偶然の一致であるとは考えにくい。したがって、*P. crassirostris* の現存量比率の変化は齢滞留時間の変化が主要因であると考えられる。齢滞留時間のグラフは減耗が全くない場合の理論的現存量比率であり、Fig. 15 の齢滞留時間のグラフと現存量比率のグラフの差は各発育段階までの積算減耗量

を表すことになる(図は比較のために、N1での齢滞留時間と夜間の現存量比率が同じ点になるように描かれてある)。実際には、*P. parvus*と*P. crassirostris*の種による違いや、また実験や採集の誤差があるため、厳密な比較を行うことは危険であるが、図で見るとかぎり積算減耗量はN5からC1にかけて大きく増加してコペポディド期にはあまり大きな変化がない。このことから、減耗は主にノープリウス後期に起こっていると考えられる。*O. davisae*の場合と同様に求めた成体雌雄の平均生残時間は、C5齢滞留時間のそれぞれ3.5倍、0.6倍で、15°Cにおける*P. parvus*のC5齢滞留時間と比較すれば同水温で雌約8日、雄約1日となる。ただし、*P. crassirostris*の繁殖時期は20°C以上であるため、実際にはやや短くなり*O. davisae*と同程度であることが推測される。

*Acartia*については、Landry (1973)が*A. tonsa*の、Uye (1980)が*A. clausi*および*A. steueri*のC5までの齢滞留時間を飼育によって求めている。後者の*A. clausi*は宮城県女川湾の*Acartia*優占種で*A. omorii*または*A. hudsonica*(あるいは混合群)であり、本研究で対象とした種と同じである。それによると、齢滞留時間はN1で短く、N2で長く、N3以降はその中間的な長さで等時成長を行う。Landryの*A. tonsa*もほぼ同様であるが、N3以降の等時成長については、N4でやや短く、C5では雌のみ長いという結果が得られている。舞鶴湾での*Acartia* spp.の発育段階別比率は、C1まではこれらの飼育実験による齢滞留時間にほぼ相関するが、コペポディド初期の急激な比率の減少は齢滞留時間では説明されず、減耗によるものと考えられる。すなわち、*O. davisae*や*P. crassirostris*がノープリウス期に大きな減耗があるのに対し、*Acartia*の場合、コペポディドになってからの減耗が著しいと推察される。夜間の現存量の比率から、成体雌雄の平均生残時間はC5齢滞留時間のそれぞれ3.7倍、1.4倍となり、Uye (1980)の結果から18.5°CにおけるC5の滞留時間を1.3日とすると、同水温での成体の生残日数は雌約5日、雄約2日と計算される。

成体とノープリウスおよび成体とコペポディド幼体の割合は、*Oithona davisae*と*Paracalanus crassirostris*については比較的似た値になり、また、昼夜の差もあまり大きくなかった。また、*Acartia omorii*と*A. hudsonica*でも夜間にはそれと同様の値が得られた。優占種がいずれも同様の値を示したことから、天然における成体とノープリ

ウス、および成体とコペポディド幼体の平均的現存量比は、種によってあまり大きな違いはないものと推察される。したがって、ノープリウスや初期コペポディドが定量的に採集されないネット採集でも、鉛直曳きによって成体の現存量が得られれば、その値からノープリウスとコペポディドのおよその平均現存量を推定することが可能である。本研究の結果では、ノープリウスは成体のおよそ 10 倍、コペポディド幼体は成体のおよそ 3 倍とすることができる。ただし、*Acartia* spp. では、昼間は成体の出現量が少なく、このためノープリウス、コペポディド幼体の割合はともに上の値の 3 倍前後になった。*Acartia* の成体が昼間あまり採集されないのは、底層に極端に集中分布したり、スウォームを形成しているためと考えられる。こうした種では、成体の分布による違いや、成体密度の高い場所を採集するかどうかで昼間の成体採集量は大きく変わるため、成体から幼体・幼生の現存量を推定することは危険である。ただし、*Acartia* の場合、*O. davisae* や *P. crassirostris* より個体が大型であるため網目 0.1 mm のプランクトンネットでコペポディド幼体が定量的に採集できると考えられ、かつ、昼夜ともノープリウスはコペポディドの平均 2 倍前後であるため、昼間のネット採集でもコペポディド全量が把握できればノープリウスの平均現存量の推定は可能であろう。

第4章 発育段階別空間分布

4.1 はじめに

カイアシ類の成長に伴う分布の変化は、年1世代の生活史を営む大型冷水性のカイアシ類について比較的よく調べられてきた。例えば Miller et al. (1984) によれば、北太平洋寒冷水域の代表的カイアシ類である *Neocalanus plumchrus* の成体は 300 m 以深に分布し、春季、そこで産卵を行う。孵化したノープリウスは成長しながら表層に移動し、コペポディトに変態後 C1~C4 で表層に達する。春季の間に表層で C5 に成長し、その後、C5 のまま表層から 300 m 以深まで徐々に移動して休眠状態となり、翌春成体になって再び産卵する。鉛直分布と深く関わった彼らの生活史は、植物プランクトンの季節的消長に対する適応と考えられ、また、その体内貯蔵物質の変化は海洋生態系における物質循環にも大きく関係している (Benson & Lee 1975)。こうした成長に伴う季節的な分布層の移動は、北太平洋の *Neocalanus cristatus* (= *Calanus cristatus*)、*Eucalanus bungii* (Miller et al.; Sekiguchi 1975)、北大西洋の *C. finmarchicus*、*C. hyperboreus* (Digby 1954)、*C. helgolandicus* (Williams & Conway 1984) などについても知られている。

これに対し、内湾などの浅海域ではカイアシ類の季節的消長や個体群動態についてよく研究されているにもかかわらず、発育段階別に鉛直分布を調べた研究は少ない。とくにノープリウスの発育齢を分けて分布を見た研究はほんの数例にすぎない (例えば Carter 1965; Landry 1978)。この理由の1つには、第1章でも述べたようにノープリウスの定量採集の難しさが上げられる。また、第2章に述べたようにノープリウスの発育齢の識別は容易ではなく、ノープリウスを発育齢ごとに分けて計数するといった作業は、個体群動態の研究以外ではほとんど行われなかったことも考えられる。そうした少ない研究ではあるが、これまでの知見を概観すれば、一般的にノープリウスは表層か、あるいはコペポディトより上に多く分布することができる (例えば Marshall 1949; Carter 1965; Landry 1978; Sekiguchi 1985)。しかし、ノープリウス期間中の成長に伴って

分布が変化するかどうかについては知られていない。

カイアシ類の成長に伴う鉛直分布の変化に比べ、その水平分布の変化を調べた研究はさらに少ない。Fish (1936a-c) はカイアシ類の卵やノープリウスの高密度分布域をその種の繁殖域とみなして発育段階別に水平分布を調べたが、以後、同じ考えに基づいてノープリウスの分布について調べた研究は見あたらない。鉛直分布に比べて水平分布の調査結果は、個体群の季節的消長や個体の不均一分布に影響されやすく、断片的な調査ではその分布の一般的姿を知ることは難しい。また、流れのある海域では、異なる発育齢の個体は異なる場所で生まれたと考えられることから、調査結果は時間軸を考慮して検討されねばならない。例えば、ある時期にノープリウスと成体の分布に違いがあったとしても、1ヵ月後にはそれらが成長または産卵して分布が逆になるということも考えられる。そうした意味で、ノープリウスの多い海域がその種の繁殖域であるとする Fish の考えは、その分布がその海域での恒常的な現象である場合に限って正しいといえる。内湾性カイアシ類についていえば、種によって湾奥に、あるいは湾口に偏って分布することはよく知られているが、それは成体の分布様式であり、ノープリウスや初期幼体の分布がそれと同じであるかどうかということについて議論されたことはない。

本章では、舞鶴湾で行った Stn. P と湾内定期観測の層別採集の結果を用い、カイアシ類の鉛直分布と水平分布が個体の成長に伴ってどのように変化するかを詳しく検討する。

4.2 結果

4.2.1 Stn. P における鉛直分布

ここでは、京大水産実験所の浮き桟橋先端 Stn. P で行った 1973 年 11 月 5 日から 1974 年 10 月 25 日までの層別採集の結果から、優占種 *Oithona davisae*、*Paracalanus crassirostris*、および *Acartia omorii* と *A. hudsonica* の鉛直分布について報告する。ここでの目的は、出現期を通じた得たデータから、各々の種の成長に伴う鉛直分布の変化について一般的現象を把握することにある。

1) *Oithona davisae*

O. davisae は、舞鶴湾で春季を除いて最も優占的に出現するカイアシ類である。Fig. 17 は現存量の季節的变化と各採集日における鉛直分布が同時に把握できるように、各層における個体密度を円の大きさを表したものである。本種は高水温期に大量に繁殖し、1974 年 8 月 1 日の底層ではノープリウスを含めた全発育段階の密度が 1738/l に達した。鉛直分布は季節によって異なるが、隣合う齢はよく似た分布を示した。しかし、6~7 月と 8 月下旬にはノープリウス期、コペポディト期とも齢が離れるにつれて分布が異なり、それぞれの前期と後期では逆の分布様式になった。季節的に鉛直分布を見ると、低水温の 1~3 月はどの齢も 4 m 以深に多く、それ以外の時期は 2 m または 4 m の中層で密度が最大になることが多かった。ただし、4 月中旬~7 月と 8 月下旬にはノープリウス後期とコペポディト初期は表層で最も多く、また、8 月上旬はノープリウスが逆に底層で最も多かった。このように、*O. davisae* は種全体の鉛直分布が季節によって変るが、同時に発育齢によっても変ることが分かる。これは、種の分布が環境要因に大きく支配されているが、同時に成長に伴った種の生物的要因にも支配されていることを示唆している。

発育段階による鉛直分布の違いをより詳しく見るために、各齢の平均分布深度について計算を行った。平均分布深度とは個体の分布する平均の深さで、次の式で計算される。

$$\text{平均分布深度} = \Sigma (N_i \times D_i) / \Sigma N_i$$

ここで、 N_i は採集層 i での個体密度、 D_i は採集層 i の深さである。底層の採集深度は潮位変動のため一定ではないが、便宜的に 5.5 m とした。また、本種は年間を通して出現するため、採集日ごとの平均分布深度をすべて求めたのでは結果が繁雑になって一般性を見いだすのに不都合であり、また、出現量の少ない日は採集誤差の影響が大きくなって誤った結果を導くことにもなる。このため、ノープリウス後期の分布様式と出現量によって代表的な 4 つの期間を選び、期間中の出現量を各層ごとに合計した値を上式の N とした。すなわち、出現量が小さく、ほとんどの個体が 4 m 以深に分布した 1974 年 1 月 5 日~4 月 5 日、出現量が大きく表層に集中的に分布した 6 月 15 日~7 月 13 日、出現量は引き続き大きい底層でより多くなった 8 月 1 日~8 月 19 日、再び表層または 2 m 層で多くなった 8 月 28 日~10 月 25 日の 4 つの期間である。各層の個体数を単純に合計した場合、出

現量の大きい日の値が合計に大きく反映することになるが、はじめの3つの期間中の出現量は大体一定しているので、結果はほぼ期間中を代表する平均分布深度とみなすことができる。また、最後の8月28日～10月25日については、8月28日の総出現量(42中)が1949個体、9月11日が273個体とかなり開きがあるが、他の6日は1000個体前後なので、これもとくに問題はないであろう。

以上の計算によって求めた平均分布深度を発育段階別の変化として表したのが Fig. 18 である。まず、出現量が小さい1月5日から4月5日までの合計では、どの齢も4m 以深に平均分布深度があり、成長に伴う変化は見られなかった。出現量が大きくなった6月15日から7月13日は、ノープリウス期間中の成長に伴って分布層が上昇し、コペポディド期間中では逆に下降する傾向が明らかであった。成長に伴う平均分布深度の移動距離は N1 から N4-5 にかけて 2.72 m、N4-6 から C6 までは 2.95 m であるが、N1 では 4 m 層、C6 までは底層で最大密度となるのに対し N4-6 では表層に最も密集し、実質的にノープリウス、コペポディドそれぞれの期間中に鉛直分布が逆転するということができる。8月1日から8月19日は前の期間とは異なり、成長に伴う明瞭な変化は見られなかった。8月28日から10月25日までの2ヵ月余りは、6月15日から7月13日の間の合計ほど顕著ではないが、同様の成長に伴う変化が見られた。Fig. 18 では成体の雌雄を分けて表示したが、一方の性が他方より上層または下層になるという傾向はなく、雌雄の間に一定した違いはないと判断される。

上記の4つの期間のうち、最初の1月5日から4月5日までは越冬期間中の分布、他の3つは繁殖期間中の分布といえる。後者の分布のうち、8月1日から8月19日の期間では成長に伴う変化は見られず、他の2つの期間と異なった。これは、出現量が大きく採集誤差による違いとはいえないため、同期間中のなんらかの環境変化によって生じた違いであると考えられる。また、8月1日から8月19日の期間に比べて、成長に伴う分布の変化が見られた他の2つの期間の方がずっと長く、したがって、成長に伴う変化は繁殖期間中の一般的傾向であると考えられる。

2) *Paracalanus crassirostris*

P. crassirostris は、舞鶴湾では8月から11月まで個体数が多く、*O. davisae* に次ぐ優占種となる。季節的消長については第3章で述べたが、1973年～1974年の Stn. P では1973年11月中旬、1974年8月下旬および10月中旬に多数の個体(とくにノープリウスとC1)が採集された (Fig. 19)。ノープリウスおよびコペポディド初期の鉛直分布については、採集日によってその様式が異なり、ある時期に一定の層に偏って分布するといったことはなかった。しかし、コペポディド後期では表層に分布することは稀であり、中底層に分布する傾向がみられた。

O. davisae の場合と同様、平均分布深度の変化を Fig. 20 に示した。ただし、*O. davisae* のように出現期間を出現量や分布様式で分けることはせず、周年の各層の積算出現量から平均分布深度を計算した。このため、その結果は出現量の大きい数日分のデータが強く反映していることになるが、それらの日は繁殖期間全体に散らばっているため、結果は繁殖期間中の平均的な分布深度とみなすことができる。また、コペポディド後期は出現量が小さかったため、雌雄を合計して表した。成長に伴う変化は、*O. davisae* 同様、ノープリウスの成長に伴う上昇とコペポディドの成長に伴う下降の傾向が認められた。しかし、平均分布深度の変化は *O. davisae* の6月15日～7月13日ほど顕著ではなく、N1からN5にかけて0.56 m にすぎず、また、N6で一旦分布が下降しC1で再び上昇した。卵はN1よりも下層に平均分布深度があるが成体よりは上層に位置し、浮遊卵であることが示される。

3) *Acartia omorii* と *A. hudsonica*

これらの2種は11月から7月まで出現が認められるが、出現期の始めと終りには暖水性の *A. sinjiensis* が混在する可能性があるため、Fig. 21 には1月から6月までの結果を示した。この2種の鉛直分布は上記の2種に比べて一定した傾向が見られた。すなわち、ノープリウス後期からコペポディド初期を除き、出現期を通して4 m 以深の中底層に多かった。コペポディド初期は常に中層で最大密度になったが、ノープリウス後期では1月5日、3月5日、3月15日、4月25日、5月5日の計5回表層で最大密度になり、他の11回の採集日は中層で最大になった。このようにノープリウス後期については、表層に

最も密集する場合とそうでない場合の2つの分布様式が見られた。*O. davisae*のノープリウス後期でも鉛直分布が急に変る現象が見られ、表層に多くなる場合を一般的とみなしたが、*Acartia* 2種の場合では、とくに出現量が多い2月から5月までの期間では2つの様式の回数がほぼ半々であり、どちらの分布様式が一般的であるとはいえない。

1月から6月までの各層の積算出現量から計算した平均分布深度 (Fig. 22) では、ノープリウス期間中の成長に伴う分布の上昇は非常に明白である。また、コペポディト期間中の分布深度の変化も、前2種と同様、成長に伴って下降する傾向は明らかである。幼体ではほとんど雌雄による分布深度の差はないが、成体では雄の方が雌より下層に位置した。卵は成体雌より下層に位置し、沈降卵であることを示唆する分布となった。

4.2.2 舞鶴湾における水平鉛直分布

ここでは1977年11月から1978年12月までの舞鶴湾内7定点における層別採集の結果を報告する。本項の目的は、Stn. Pで見られた個体の成長に伴う鉛直分布の変化が、より水深のある他の観測点でも同様に見られるかどうか、また、湾口から湾奥にかけての水平分布が成長に伴って変化するかどうか、という2点について明らかにすることである。個々の問題についての図または表は、例を示すための一部の結果であったり、または比較や一般化のために原データから計算された結果である。それらの例図や表のもとになる7種についての原データは、優占度合の順に Tables 2~8 にあげた。それらの表では、*Oithona davisae*、*Paracalanus crassirostris*、および *Acartia omorii* と *A. hudsonica* 以外は、齢別に分けて定量的に検討できるほどの個体数が出現しなかったため、N1-N6 と C1-C6 の2つ、または N1-N6、C1-C5、C6 の3つの発育段階にまとめた。また、表にあげた他にも比較的出现量の大きい種はあるが、コペポディトの個体数が限られたり、ノープリウスの識別で問題があり、発育段階別分布を見ることができないため、本研究からは除外した。

1) 優占種の鉛直分布

Stn. P の深さは約 5.5 m で舞鶴湾の平均深度よりかなり浅く、また岸から近い場所であ

るため、4.2.1 に述べた鉛直分布は Stn. P の場所的な特殊性が反映している可能性が考えられる。このため、より水深のある湾内定期観測定点でも同様の鉛直分布が見られるかどうかを検討する。鉛直分布を調べた湾内観測定点の中では Stn. M が最も深いが、他の定点と比べて優占種の出現量は一般的に小さい (Tables 2~4)。したがって、Stn. M に次いで水深があり、かつ、出現量も比較的大きい Stn. E1 における優占種の発育段階別鉛直分布を Figs. 23~25 に示した。なお、Fig. 17 のように絶対量を統一したスケールで図に表した場合、出現量の小さな齢の分布は不明瞭になるため、4 層の合計出現量に対する各層の出現量の割合 (%) を用いて鉛直分布を表した。また、1 つの齢または性の 4 層の平均個体密度が 4.0/l 未満の場合は、それぞれ前後の齢または両性を合計してその鉛直分布を図示した。これらの図には、4.2.1 と同様の計算により各発育段階の平均分布深度を記入した。

Oithona davisae については、冷水期の 2 月と繁殖盛期の 6 月~9 月の鉛直分布を Fig. 23 に示した。冷水期の Stn. P では、すべての齢が底層に多く、成長に伴う鉛直分布の変化は見られなかったが (Fig. 18)、Stn. E1 では 2 月、コペポディド後期を除き中層 (5 m 層または 10 m 層) に最大密度があった。また、ノープリウス期は成長に伴って平均分布深度が明らかに上昇した。コペポディド期では、C1~C4 の変化はほとんどないが、C4~C6 では平均分布深度が下降し、成体は底層に密集した。繁殖盛期は、1974 年の Stn. P の場合と同様、月によって全体的な鉛直分布の様式が異なった。すなわち、C4-6 の分布で見れば 6、8、9 月は表層で最も多くなるが、7 月は例外的に底層に密集して分布した。この 7 月の分布は Stn. E1 だけの現象ではなく、湾全体の傾向である (Table 2)。繁殖盛期の成長に伴う平均分布深度の変化は、例えば 7 月に N1 から N2 にかけて上昇するといった例外はあるが、一般にノープリウスの成長に伴って上昇し、コペポディドの成長に伴って下降するという傾向が見られた。ただし、コペポディドの一部の期間ではほとんど分布に変化のない場合もあった (例えば 6 月の C1~C5、8 月の C3~C6)。なお、*O. davisae* の産卵した成体雌は卵嚢を保有するが、抱卵雌の割合の鉛直分布には一定の傾向は認められなかった。

Paracalanus crassirostris については、8 月から 10 月までの鉛直分布を Fig. 24 に

示した。結果は、各月とも比較的よく似た分布を示し、また、ノープリウスの成長に伴う変化も Stn. P で見られたのと同様であった。すなわち、N5 まで成長に伴って徐々に上昇し、N5 で最も表層に密集した。N6 以降は明らかに N5 より平均分布深度が下がるが、Stn. E1 では N6～C6 の間の変化は明瞭ではなかった。雌雄差は C4、C5 ではあまりないが、成体では各月とも雄の方が雌より平均分布深度が深かった。卵は成体雌よりは明らかに N1 に近い分布をなし、本種の卵が、孵化まで浮遊し続けるタイプの浮遊卵であることが示される。

Acartia omorii および *A. hudsonica* については 3 月から 5 月までの鉛直分布を Fig. 25 に示した。1974 年の Stn. P でのサンプルでは N4 から N6 までを一括して計数したが、1978 年ではそれらを識別した。各月ともノープリウス期では、成長に伴って平均分布深度が上昇し、N6 で最も上層に分布する傾向が明らかである。ただし、ノープリウス期間中の上昇の度合は月によって異なり、3 月と 4 月では平均分布深度が底層付近から表層付近まで上昇して N1 と N6 の鉛直分布はほとんど逆転したが、5 月では N1 から N6 まで平均分布深度の移動は 4.7 m にすぎなかった。コペポディト期間中の成長に伴う下降は 4 月、5 月では明らかであった。しかし、3 月では C1 で分布は N6 より下降したが、その後は齢が進むにつれ、Stn. P や他の月の結果とは逆に分布が上昇し、成体ではほとんどの個体が表層に分布した。このコペポディト期の上昇は Stn. E1 のみに例外的に見られた現象であり、同月の他の定点ではやはり成長に伴って分布が下降する傾向が得られている (Table 4)。N1 および成体雌が底層に多い 4 月、5 月は、卵もまた底層に多かったが、成体雌が表層に多かった 3 月では卵も 5 m 層で最大密度であった。このことから、*Acartia* の卵の分布は N1 より成体雌に近く、沈降卵であることを裏付けた結果といえる。1974 年の Stn. P の結果では成体雌は雄より平均分布深度が浅かったが (Fig. 22)、Stn. E1 ではそうした雌雄の違いは認められなかった。

4.2.1 の Stn. P での結果と湾内定期観測での層別採集の結果を合わせ、優占種の発育段階別鉛直分布は次のようにまとめることができる。すべての発育段階を含めた全体的な鉛直分布は一定せず、個体群が表層に密集すること、逆に底層に密集することもある。しかし、そうした全体的な分布の偏りがある場合でも、ノープリウス期は成長に伴い徐々に

に平均分布深度が上昇し、ノープリウス後期で最も表層近くに分布する。また、コペポディト期は逆に成長に伴い分布が下降する。ただし、こうした成長に伴う鉛直分布の変化はあくまで一般的なものであり、なんらかの要因により変則的な変化をしたり、ほとんど変化のない場合もある。また、*P. crassirostris*の成体は雄の方が雌より下層に分布する傾向が見られるが、その他の種または齢では一般的に認められる雌雄差はない。

その他の優占種については、齢を細かく分けて計数していないため発育に伴う鉛直分布の検討はせず、それらの出現量を Tables 5~8 に上げるだけにとどめた。

2) 水平分布

本章の最初で述べたように、内湾性カイアシ類の成長に伴う水平分布の変化を調べることは、鉛直分布の変化を調べることより難しい。成長に伴う変化を調べる方法として、同一の個体または個体群を追跡調査することが最良の方法であるが、浮遊性カイアシ類では実際上そうした調査は不可能である。結局のところ、水平分布の発育段階による変化を知るためには、定期的に調べた多くの分布データを比較し、その変化の一般性を見いだす以外に方法はない。

ここでは、舞鶴湾の月例観測の採水サンプルのデータから *Oithona davisae*、*Paracalanus crassirostris*、*P. parvus*、*O. similis*、*Euterpina acutifrons* の5種についての水平分布の変化を報告する。これらは、少なくとも2ヵ月以上ノープリウス、コペポディトともサンプル当りの平均出現量が 1.0/l 以上あった種である。実際には、この他にもそれだけの出現量を示す種（例えば *O. nana* など）もあると思われるが、ノープリウスの識別に問題があるため除外している。また第5章で述べるように、*Acartia omorii* と *A. hudsonica* は明らかに水平分布が異なり、2種を識別せずに計数したノープリウスおよびコペポディト幼体のデータは種レベルでの発育段階別分布を見るために使うことはできないため、それも除外した。

発育段階別の分布を比較するために、7定点で採集された個体の平均的な分布位置を次の式で計算した。

$$\sum (N_i \times i) / \sum N_i$$

i は湾口に近い方から並べた採集点の順位で、Stn. M を $i=0$ とする。2.1 で述べたように水の停滞度は西湾より東湾の方が高く、かつ、Stns. W1~W3 に比べて Stns. E1~E3 の方がそれぞれ湾口からの距離もあるため、 i は Stn. W1 が 1、Stn. W2 と Stn. E1 が 2、Stn. W3 と Stn. E2 が 3、Stn. E3 が 4 とする。また、 N_i は順位 i の採集点における全採集層の平均個体密度である。なお、同じ順位の Stn. W2 と Stn. E1、同 Stn. W3 と Stn. E2 では採集層の数が異なるため、それらの順位における N_i を単純に層平均で求めると N_i は採集層の多い点に大きく影響される。このため、これらの順位での N_i はそれぞれの採集点での層平均個体密度を求め、その平均値を N_i にした。この式で得られた値は 0~4 の範囲にあり、分布が湾奥部に偏るほど値が大きくなる。本研究ではこの値を「分布点」と呼ぶ。この分布点は、湾の軸を座標として湾内に分布する各個体の平均的な位置を相対的に表したものであり、いわゆる種の分布中心を意味するものではない。なお、分布点で分布様式を比較することの是非については第 5 章で論議する。

Oithona davisae は、通常湾奥に偏った分布をなし、分布点が 2 より大きい (Fig. 26)。発育に伴う分布点の変化は月によって異なり、1977 年 12 月や 1978 年 10 月のように著しい変化のある場合も、1977 年 11 月のようにあまり変化のない場合もあった。ノーブリス期の分布の変化は、観測した 15 ヶ月間のうち 9 ヶ月 (1977 年 10 月~1978 年 1 月、1978 年 3、6、7、10、12 月)において成長に伴い分布点が湾口部側に移動し、4 ヶ月 (1978 年 2 月、5 月、8 月、11 月)において逆に湾奥部側に移動した。コペポディド期の成長に伴う変化のパターンは一定せず、ほとんど分布点が変わらないこともあり、また変化する場合でもその方向は月によって異なった。興味深い現象として、連続する 2 ヶ月の間で N_1 から成体までの変化のパターンが逆になることが 1978 年 2-3 月、3-4 月、7-8 月、10-11 月および 11-12 月の 5 回見られた。これは、それぞれ前月の個体が成長して翌月の分布に反映していることを示唆する現象とみなすことができる。抱卵雌の分布についてはとくに記すべき違いはなかった。

Paracalanus crassirostris も *O. davisae* 同様、分布点が 2 以上になり、湾奥に多く出現する種である (Fig. 27)。本種の水平分布は成長に伴って比較的大きな変化があるが、変化のパターンは一定しなかった。しかし、異なる月でよく似た変化のパターンが見られ

た。例えば、1977年10月と1978年9月はノープリウスの成長に伴い湾奥側に移動し、ノープリウス後期からコペポディド初期にかけて一旦湾口寄りになり、コペポディド後期で再び湾奥側に移動した。1977年11月と1978年12月、および1978年8月と同10月もそれぞれ非常によく似た変化であった。浮遊卵の分布は、N1よりはむしろ成体雌の分布に類似することが多かった。

Paracalanus parvus、*O. similis*、*Euterpina acutifrons*の3種については、出現量が前2種より限られるため、ノープリウス期とコペポディド期(または同幼体)をまとめ、それぞれの各調査点における出現量から計算した分布点の値を Tables 9~11 に示した。結果は3種とも分布点の値がノープリウスで大きくなる月も、コペポディドで大きくなる月もあり、成長に伴う水平分布の位置に一定の傾向は見られなかった。

4.2.3 昼夜移動

浮遊性カイアシ類の多くは昼夜鉛直移動を行う。内湾では、とくに *Acartia* 属が昼夜移動をよく行うことが知られている(例えば Anraku 1975, Furuhashi 1976)。このため、成長に伴う分布層の変化が、夜間も昼間と同様に見られるとは限らない。

Figs. 28~30 は優占する *Oithona davisae*、*Paracalanus crassirostris* および *Acartia* spp. (*A. omorii* と *A. hudsonica*) について、1978年3月と10月に行った昼夜鉛直分布調査の結果である。*P. crassirostris* と *Acartia* spp. については、それぞれ秋と春に優占するので、1回分の調査結果のみを示した。また、発育段階別の変化が連続的であるため、ノープリウス、コペポディドとも中間発育段階の図は省略した。

まず、*O. davisae* の3月の結果についてみると、調査開始日の日中(17時25分)では、ノープリウス後期で最も平均分布深度が浅くなる傾向は明らかであった(Fig. 28)。日没後約3時間半経った20時50分では、どの発育段階も平均分布深度が上昇し、とくにその上昇はコペポディド後期で顕著であった。このため、この時刻では、どの発育段階も5~10mの範囲に平均分布深度があり、発育段階による分布層の違いはほとんどなくなった。その後、夜間は各齢とも分布が徐々に下降した。コペポディド後期では翌朝9時10分まで下降が続いたため、翌朝では、再びノープリウス後期が最も平均分布深度が浅くなった。

15 時では、どの発育段階も分布層が上昇し、とくにコペポディド後期では、前日とはかなり異なる鉛直分布になった。

10 月の *O. davisae* の調査では、3 月と同様、調査開始日の日中 (15 時 55 分) はノープリウス後期で最も平均分布深度が浅くなる傾向が見られた。しかし、日没後の上昇はほとんどなく、深夜 (23 時 20 分) にコペポディド後期で分布の上昇があった。このため、この時刻では発育段階別の平均分布深度の差はほとんどなくなった。また、夜間ではどの発育段階も昼間に比べて鉛直分布の偏りが小さく、海中に分散する傾向を示した。この傾向は翌朝 7 時にも同様であったが、11 時には再び鉛直分布に偏りが生じ、前日の昼間と似た分布になった。以上の結果から、*O. davisae* の昼夜鉛直移動はコペポディド後期において相対的に顕著であり、このため、夜間は成長に伴う鉛直分布の変化がなくなる傾向があるといえる。

Paracalanus crassirostris は湾内定期観測の結果 (Fig. 24) で見たように成体雌雄の鉛直分布に明らかな違いがあり、雌は雄より上層により多く分布する。10 月の昼夜鉛直分布の調査では、その違いが非常に顕著に現れ、雄が底層 (12.5 m) に集中して分布しているのに対し、雌は 5 m に分布が集中した (Fig. 29)。この成体雌の平均分布深度はコペポディド齢の中で最も表層に近い位置である。また、ノープリウスの発育に伴う分布層の変化は明瞭ではなかった。このため、ノープリウスの成長に伴う分布の上昇とコペポディド期の下降という一般的な分布傾向は、この調査では得られなかった。しかし、個々の発育段階について昼夜の変化を見た場合、ノープリウスや卵ではほとんど昼夜で平均分布深度に変化がないのに対し、コペポディドでは夜間に平均分布深度が上昇していることが明らかである。とくに成体雄では深夜に最大分布層が 12.5 m から 5 m 以浅に変化した。このことから、日中に成長に伴う分布の変化がある場合でも、発育段階による鉛直移動の程度の違いから、夜間はその変化が失われる可能性が高い。なお、昼間、成体雌は雄より表層に多く、夜間は成体雄の顕著な上昇により表層の性比がほぼ等しくなることは、先に同海域で調査した Furuhashi (1976) と同様の結果である。

Acartia omorii および *A. hudsonica* は、3 月の調査開始日の日中 (17 時 25 分) には成長に伴う鉛直分布の変化が顕著に見られ、N6 で最も表層よりに分布した (Fig. 30)。

ノープリウスおよびコペポディド初期では夜間の上昇はあまりなく、N6では日没後逆に分布が下降した。しかし、成体では雌雄とも、これまで内湾性 *Acartia clausi* についてよく報告されているように日没後の上昇が顕著であった。C5では、成体とは違い、日没後の急な上昇はせずに深夜にわずかな上昇が見られた。いずれにしても、夜間の发育段階別鉛直分布は昼間とは異なり、とくにノープリウス後期以降の成長に伴う変化が夜間には不明瞭になるといえる。

4.3 考察

本章のはじめに述べたように、従来の内湾性カイアシ類の鉛直分布に関する研究では、ノープリウスは表層またはコペポディドより上層に多く分布するという結果が一般的である。しかし、本研究では異なった結果が得られた。すなわち、コペポディドが成長に伴い徐々に分布層を下げるのに対し、ノープリウスは逆に成長に伴って表層へ移動するのである。従来の研究でこの現象が把握できなかったのは、使用したネット(または濾過器)の網目が初期ノープリウスを捉えるには大きすぎてそれらの個体数が過少評価され、ノープリウスの分布として後期個体の分布が強く反映したためであると考えられる。本研究で鉛直分布を調べた *Oithona davisae*、*Paracalanus crassirostris*、および *Acartia* の優占2種は分類学的に系統が離れた種であり、また、*O. davisae* は温帯域、*P. crassirostris* は温帯～熱帯域、*Acartia* の2種は温帯～寒帯域にそれぞれ分布する温度耐性の異なる種である。これらの種に同様の鉛直分布の変化が見られたということから、その変化は内湾性カイアシ類に一般的な現象であるとみなされる。実際、本研究の成長に伴う鉛直分布の変化について結果を発表後(Ueda 1987b)、北米東岸 Long Island Sound の *P. crassirostris* についても同じ現象が発見されているという私信を、同海域で4年間採集を行った T.H. Johnson から得ている。

内湾性カイアシ類の成長に伴う分布層の変化は、本章の最初に述べた外洋の大型冷水性カイアシ類の成長に伴う季節的鉛直移動とはまったく異なった意味をもつことはいうまでもない。内湾性カイアシ類の发育段階ごとの分布深度についての考察は、各齢が同じ時間

帯にどの深さに分布するのがより有利であるかという議論であり、それは昼夜鉛直移動の議論とも深い関わりがある。プランクトンの昼夜鉛直移動についてはこれまで多くの意義が提唱され、それらの多くは谷口(1975)によって紹介されている。また、谷口の紹介にはないが、カイアシ類の成長に絡めて昼夜鉛直移動の意義を論じた研究として Landry (1978) をあげることができる。彼は浅いラグーンの *Acartia clausi* の鉛直移動を調べ、成体は顕著な昼夜鉛直移動を行うのに対しノープリウスは終日表層にとどまるという結果を得て、昼間の成体とノープリウスの分布層の違いに注目した。ラグーンの優占種である *A. clausi* は成体がノープリウスを共食いし、共食いがノープリウスの死亡率の大きな要因になっていることを示唆した上で、昼間の成体とノープリウスの分布層の違いがその死亡率の低下に役立っていると考察した。しかし、本研究で明らかにされたように、最も共食いを受けやすい初期ノープリウスが成体と同様に下層に分布する場合は、共食いによる死亡率が逆に大きくなることが予想される。

本研究では、成長に伴う分布深度の変化は、とくに昼間において顕著であることが分かった。動物プランクトンの昼夜鉛直移動に関するこれまでの議論では、昼間、個体の下層に分布することにその意義が見いだされている。例えば、最も頻繁に議論される捕食者からの逃避という仮説では、日中、できるだけ暗い下層に分布することによって視覚に頼る捕食者から逃れようとするものと解釈されている。また、比較的支持の多い、植物プランクトンの効率的利用という仮説では、日中に動物プランクトンが下層に沈降して表層の植物プランクトンが十分に光合成できるようにすることに意義を見いだしている (Kerfoot 1970)。したがって、昼間、初期ノープリウスや後期コペポデイドが下層に分布する意義については、これまでの昼夜鉛直移動に関する議論をそのまま当てはめることができる。問題は、なぜ後期ノープリウスまたは初期コペポデイドが昼間上層に分布するかということである。この問題に答えるには、発育途上にあるそれらの齢が他の齢と比べて生理的にどのような違いがあるかということに注目する必要がある。成長に伴う生理的变化に関連する実験的事実がいくつか報告されているが、研究によって結果が異なり、カイアシ類の一般的特徴としてまとめる段階にはない。しかし、ノープリウスからコペポデイドへの変態を伴うこの時期において、他の齢にはないなんらかの生理的特徴があるこ

とは想像に難くない。Sciandra (1986) は、*Euterpina acutifrons* を卵から成体まで飼育し、N6 および C1 で最も死亡率が高くなることを報告した。Mullin & Brooks (1967) は、*Rhincalanus nasutus* がノープリウス後期からコペポディド初期にかけて単位体重当りの摂餌量が最も大きくなる実験結果を得た。また、Paffenhöfer (1976) は、*Calanus helgolandicus* の日成長量はコペポディド後期よりノープリウスまたはコペポディド初期の方が大きいことを明らかにした。これらの実験結果は、カイアシ類の成長過程において、変態の前後で生理的に不安定になり、かつ、より多くの餌を必要としていることを示唆していると考えられる。一方、天然ではカイアシ類の餌になる植物プランクトンは下層ほど少なくなるのが一般的事実である。Huntley & Boyd (1984) は、沿岸域では一般的には植食性プランクトンが餌の量で成長が制限されることがないことを示唆した反面、彼らの調べたほとんどの調査点での植物プランクトンの最低密度は動物プランクトンの餌要求量を下回っていた。したがって、外洋に比べて植物プランクトンの豊富な沿岸でも下層では餌不足になり、より多くの餌を摂取するためにできるだけ上層にとどまることは、やはり大きな意義があると考えられる。昼夜鉛直移動の意義についての仮説の中に、効率的に餌を利用するために昼夜移動するという考え方があるが、より多くの餌を取るために特定の発育段階だけ昼間も上層にとどまるという考え方と矛盾するものではない。

第5章 湾内分布と種の指標性

5.1 はじめに

これまでの章で、多くのデータを平均化して発育段階別出現量の比率や発育段階別鉛直分布の一般的傾向を見てきた。同様に、内湾性カイアシ類の水平分布について一般的傾向を知るためには、出現期を通した多くの分布データが必要である。Yamazi (1956) は各地の湾の分布データから種の分布特性をまとめたが、これも1つの平均化である。しかし、使われたデータはどの湾でも出現期を通して採集されたものではなく、通常、1つの湾で1回の分布調査を行ったものである。また、種の分布特性は数量化して表現されたものではなく、各湾のデータを総合的に判断してそれぞれの種が湾のどの範囲に多く分布するかを決めている。Yamaziの研究から30年余りが経ち、その間に内湾性カイアシ類の分類が大きく修正されたため、本章の目的の1つは分類修正後の各種の分布特性を再検討することにあるが、もう1つの目的は、その分布特性をより客観的に表すために出現期を通して得た分布データを平均化して種間で比較することにある。

また、Yamazi (1956) は、優占カイアシ類を指標に我が国温帯内湾域のプランクトン群集を *Acartia* community、*Oithona nana* community、*Paracalanus* community、*Oithona similis* community、*Microsetella* community、*Oncaea* and *Corycaeus* community、および *oceanic* community の7つに区分し、それぞれの湾内での分布の位置を上にあげた順に湾奥から湾口に向けて並べた。実際、カイアシ類の分布調査のサンプルを検鏡していると、よく似た分布をする複数の種があることに気づき、分布によって内湾に出現するカイアシ類をいくつかのグループに分けられそうな実感を持つ。Yamaziの群集の区分は、そうした経験から自然に出てきた1つの結論であると考えられ、また、その結論の信頼性は全国の内湾のサンプルを検鏡したYamaziの経験の豊かさが保証しているように思われる。しかし、この区分についてもやはり種名修正後の再検討と客間的な検証が必要である。少なくとも著者には、上の区分のいくつかは季節的な違いによる群集の違いであり、分布特性の違いによるものではないと思われる。

環境指標という観点から種の分布特性を研究する場合は、分布に関する現象把握とともに、分布要因の検討が必要である。分布要因となる環境因子が何であるかが説明されなければ、その種を環境指標として有効に使うことはできない。これまでのカイアシ類の水平分布の研究で、分布と環境要因との関係の多くは河口域で調べられてきた。河口域では、河の軸に沿って環境が大きく変化し、同時に、汽水種から海産種へとわずかな水平距離の範囲内で種組成が変化するため、環境とカイアシ類分布の関係が調べやすいというのがその理由の1つであろう。河口域での研究では、例外なく分布要因として塩分に焦点が当てられ、種の好適塩分が求められたり、また、塩分は分布制限要因として考えられた(例えば Barlow 1955; Bayly 1965; Jacobs 1968; Tranter & Abraham 1971; Frolander et al. 1973; Rao 1977; Jeffries 1967; Stepien et al. 1981; Alcaraz 1983; Ambler et al. 1985; Madhupratap 1987)。しかし、本研究で対象としているような大きな流入河川のない内湾では、河口域で見られるような顕著な塩分変化はなく、小河川が直接流入する最湾奥部を除いて、湾口部と湾奥部でもせいぜい数%の違いしかないのが普通である。水平的な塩分の変化より、大雨の後などは小さな湾では湾全体の表層が低塩分化し、むしろ鉛直的な塩分変化や時間的な塩分変化の方が大きくなる。当然、広塩分性の内湾種にとって水平的なわずかな塩分差が分布の制限要因になるとは考えられない。にもかかわらず、そうした内湾でも湾口部から湾奥部にかけてカイアシ類の種組成や出現量にはかなりの変化があるのが事実である。以上のことから、内湾では塩分以外の環境因子がカイアシ類の分布要因として働いていることが想像される。なお、河口域と比べて湾の軸に沿った塩分傾斜がほとんどないことを示すため、舞鶴湾と久美浜湾の塩分観測データを結果にあげた。

本章では、舞鶴湾、久美浜湾、志々伎湾の3つの湾で、年間を通して行った分布調査の結果から、繁殖期間中の毎月の分布点(4.2.2 参照)求め、さらに繁殖期間を通した平均値である平均分布点をもって種間の比較を行う。平均分布点は、種の分布特性を湾の軸を座標としてその上の1点で表したものとイえる。また、平均分布点の値から内湾に出現する種をグループ分けし、その分布要因を考察した上でふさわしい生態学的区分の名称を提起する。なお、分布点を求めるための採集点の順位化は、舞鶴湾については4.2.2で説明し

たが、久美浜湾と志々伎湾についてはそれぞれ結果の項で説明する。

平均分布点はいわば平均値の平均であり、そのような値で種の特性を比較することは、原データの持つ種々の情報を無視した議論であるという批判があるかもしれない。実際、湾全体に一樣に分布する種と湾の中央に集中的に分布する種は同じ分布点の値を持つことになり、それを同じ分布特性とみなすには問題がある。当然、分布点の季節変動が無視されることもまた問題である。しかし、経験的には、内湾に出現するカイアシ類の出現量は湾の軸に沿って偏りがあるのが普通であり、その偏りは湾の軸に沿った環境傾斜に対応すると一般的に考えられる。もし、ある種が湾全体に一樣に分布するなら、その湾の環境傾斜は非常に小さく、その種の分布にとって意味のないものであるといえる。その場合、その種と異なる分布特性を持つ種はその湾では分布しないか、または湾口部か最湾奥部に分布が限られるはずである。少なくとも優占種について、上のたとえのように同じ平均分布点の種で分布の広がりや極端に違うということは例外的である。また、季節変動が無視されることについては、出現期の異なる種の分布特性を比較する上でやむを得ないことである。分布点の季節変動は、種の分布特性自体の季節変化が要因になる可能性もあるが、一般にはその季節の潮流の影響によるものと考えられる。例えば、舞鶴湾では4月から6月までの5m層の高塩分水 (Fig. 4) は、沿岸水の湾内への流入量の増加を示唆しているが、当然、同じ種でもその時期の分布点の値は相対的に高くなること予想される。しかし、種の分布に及ぼす潮流の影響の度合を数値化することは困難であり、まして、種間の比較のために分布点の定量的な補正を行うことは不可能である。しかし、平均分布点で種をグループ分けする場合は、単純に得られた平均分布点の値だけで機械的に行わず、考える潮流の影響などを考慮して行うようにした。

5.2 結果

5.2.1 舞鶴湾における優占種の分布

舞鶴湾における塩分分布について、例として3ヵ月おきの結果を Fig. 31 に示した。東西湾奥には小河川が流入するため、大雨の後は最湾奥部の表層では30%を下回ることも

あるが、それ以外では最湾奥部表層でも通常 30%以上であった。鉛直的な塩分躍層がある場合でも 5 m 以深では湾口から湾奥までほとんど一様であった。このように、舞鶴湾ではカイアシ類の分布要因となるような湾口部から湾奥部へ向けての大きな塩分傾斜はみられない。

分布点の計算に使用したデータは、*Acartia omorii* と *A. hudsonica* を除き、1977 年 10 月から 1978 年 12 月までの湾内定期観測時の 10 l 採水サンプルである。各点の個体密度は全採集層の平均を使い、分布点は 7 点の平均個体密度が 10/l 以上の種についてのみ求めた。発育段階による分布の違いを見るために、*Paracalanus crassirostris* と *Oithona davisae* はノープリウス、コペポディト幼体および成体に分け、*Microsetella norvegica* と *Euterpina acutifrons* はノープリウスとコペポディトに分けてそれぞれ分布点を計算した。発育段階による各月の分布点の違いは 4.2.2 で述べたが、本章ではこれらの平均分布点について比較する。なお、*A. omorii* と *A. hudsonica* については、ここでの目的が種レベルでの分布特性を明らかにすることにあり、これまでの章のように 2 種をまとめてしまうことができないため、種の識別を行った 1978 年 2 月、4 月、6 月および 12 月のネット採集サンプルの成体数データを用いた。

以上の計算方法により分布点を求めることができた 12 種のカイアシ類についての計算結果を Table 12 にあげた。また、種間の比較が容易に行えるように平均分布点の大きさに順に種を並べ、それぞれの分布点の季節変動の大きさと平均分布点を Fig. 32 に図示した。平均分布点は *Acartia sinjiensis* の最大 3.82 から *Oithona nana* の最小 0.62 まで種によって大きな違いがみられ、その平均分布点の大きさから 12 種を 4 つのグループに分けることができる。最初のグループは *A. sinjiensis* 1 種のみで、その平均分布点は 2 番目に大きな平均分布点を持つ *A. hudsonica* とは 0.78 の差があり、極端に湾奥に偏る分布を示した。本種は 8 月から 10 月に優占的に出現する暖水種であり、これまでの出現記録地が島根県宍道湖・中海 (Mori 1940)、三重県の汽水養魚池 (Ito 1956)、沖縄県国場川河口域 (Ueda & Hiromi 1987) であることから分かるように典型的な汽水種である。2 番目のグループは *A. hudsonica*、*Paracalanus crassirostris*、*O. davisae*、*A. erythraea* の 4 種で、平均分布点は 2.5 から 3.0 までで、分布点の季節変化も互いに重な

り合った。この4種は *A. sinjiensis* に比べて湾全体に広く分布するが、湾奥部で大量に出現するか、湾奥部に向かうにつれて出現量が増加する傾向のある種である。3番目のグループは Fig. 32 に並べた *Euterpina acutifrons* から *P. parvus* までの5種である。*E. acutifrons*、*A. omorii*、*Centropages abdominalis* の3種は平均分布点が1.7か1.8のほぼ同じ値になった。*P. parvus* と *O. similis* の平均分布点はそれよりはやや小さかったが、分布点の変動範囲が前3種の範囲と重なり合うため、同じグループとした。このグループの種は、湾全体に分布するが湾奥部では出現量が減少する分布傾向をもつ種である。最後のグループは *Microsetella norvegica* と *O. nana* であり、ともに平均分布点は1より小さく、これらの湾内個体群のほとんどが湾口部に集中して出現した。

発育段階別に分布点を求めた *P. crassirostris*、*O. davisae*、*E. acutifrons*、*M. norvegica* の4種の結果は、いずれも発育段階間の平均分布点の差は種間の差より小さかった。すなわち、4.2.2では各月の分布点は発育段階によって明らかな違いがあったが (Figs. 27、28)、それらの違いは親個体群の季節的な分布の違いが各発育段階の分布にそのまま引き継がれているものと考えられ、季節を通した分布特性は発育段階間でほとんど同じであるといえる。

5.2.2 久美浜湾における優占種の分布

久美浜湾における塩分分布について、例として4ヵ月分の結果を Fig. 33 に示した。極端に閉鎖的な久美浜湾では海水交換は非常に悪いと考えられ、塩分は夏を除いて表層では30%を下回る。また、塩分の鉛直変化は著しいが、水平的にはほとんど一様であり、同深度での湾口部と湾奥部の塩分差は1%以下であった。夏季の雨の少ない時は鉛直的な塩分変化も少なく、1978年7月のように湾全体がほとんど均一な塩分になることもあった。このように、久美浜湾では湾口部から湾奥部へ向けての塩分傾斜は舞鶴湾以上に小さいといえる。

久美浜湾では、湾の形状に沿って湾口部から湾奥部に向けてほぼ等間隔に4つの採集点を設けたため、各月の分布点を求める採集点の順位は Stn. A から Stn. D を単純に0から3にした。北原式プランクトンネットによる採集であるため、ノープリウスは定量的に採

集されていないと考えられ、分布点の計算はコペポデイドのみの出現量で行った。ただし、*Acartia omorii* と *A. hudsonica* については、2種が同時に出現する1978年3月から5月の間は幼体の識別をしていないため、その期間中の分布点の計算には成体の出現量のみを用いた。各月とも4点の平均個体密度が $200/\text{m}^3$ 以上の種について計算した。合計10種のカイアシ類について計算を行い、その結果を Table 13 に示し、平均分布点の値の大きさ順に分布点の季節変動の範囲と平均分布点の位置を Fig. 34 に図示した。まず、汽水性の種として知られる *Pseudodiaptomus marinus* と *A. sinjiensis* が最も高い平均分布点の値を示した。他はすべて、舞鶴湾では2番目または3番目のグループに分けられた種で、4番目のグループの種は久美浜湾では優占的に出現することはなかった。平均分布点の大きさの順は、*O. davisae* と *Paracalanus crassirostris* との順位の入れ替わりがあったが、舞鶴湾での順位とほぼ同じであった。久美浜湾の優占種についてグループ分けを行えば、まず、平均分布点が理論的最大値に近い *Pseudodiaptomus marinus* と *A. sinjiensis* を汽水種として1つのグループにすることには問題はないであろう。しかし、Fig. 34 の *A. hudsonica* から *Paracalanus parvus* までの種は、平均分布点が連続的に変化しており、平均分布点の値だけではその間でのグループ分けはできない。これは *A. omorii* の平均分布点が、その分布特性を正しく表していないためであると考えられる。*A. omorii* は、久美浜湾では優占的に出現するのは5月のみで、その月の分布点1.6がそのまま平均分布点として Fig. 34 には示されている。5月は、舞鶴湾で同じグループに分けられた *P. parvus* の分布点もほぼ同じ値(1.7)であり、また、年間を通して優占的であった *P. crassirostris* や *O. davisae* も5月の分布点の値は平均分布点よりかなり大きい。このことは、5月はどの種も他の月と比べて湾奥側に分布が移動するような環境条件にあったことを示唆している。*A. omorii* は舞鶴湾では分布点の変動が最も大きい種であり、また、後述の志々伎湾でも同じある。したがって、5月の *A. omorii* の分布点は、実際の本種の平均分布点よりかなり大きな値である可能性が強い。実際、*A. omorii* の成体は3月から出現しており、分布点の計算対象にした出現量 $200/\text{m}^3$ には達しないが、3月から5月までの平均分布点を計算すれば1.01が得られた。以上のことから、Fig. 34 の *A. omorii* の平均分布点をもし1.01へ移動すれば、*A. hudsonica*、*O. davisae*、*A.*

erythraea、*P. crassirostris* の 4 種を 2 番目のグループ、*A. omorii*、*Euterpina acutifrons*、*P. parvus* を 3 番目のグループとして識別することができる。また、*O. similis* は 4 月のみ分布点が計算され 0.2 という小さな値になったが、同月の *P. parvus* も分布点が 0.4 と小さいことから、*P. parvus* と同じグループとみなしてよいであろう。

5.2.3 志々伎湾における優占種の分布

浜田 (1980) によれば、志々伎湾の湾口部と湾奥部の塩分の差はきわめて小さく、時には湾奥部でわずかに塩分が高くなる場合もある。このように志々伎湾では、舞鶴湾や久美浜湾と同様、塩分をカイアシ類の分布要因として考えることはできない。

志々伎湾では調査点をほぼグリッド状に設けているため、湾内をいくつかの海域に分け、湾口からの各海域の順番と海域内の平均個体密度を用いて分布点の計算を行った。湾口からの距離についてみれば、湾の軸に直交するライン間で海域を区切るべきであるが、水の停滞度や環境条件という観点からすれば、底深によって海域を分ける方が妥当である。そこで、各海域の順位は、湾口部の底深 30 m 付近より外の海域 (Stns. 1~3、5~7) を 0、底深 20 m 以深 (Stns. 4、8、9) を 1、底深 15 m 以深 (Stns. 10、12、13) を 2、底深 15 m (Stns. 11、14、15、16) を 3、底深 5 m 以深 (17、21、22) を 4、最湾奥部の底深 5 m 以浅 (Stns. 18、19、20) を 5 とした。分布点はコペポデイドの出現量のみで計算し、各優占種とも全調査点の平均個体密度が $100/\text{m}^3$ 以上の月について計算を行った。合計 12 種のカイアシ類の分布点が計算され、その結果を Table 14 に示し、平均分布点の大きさ順に Fig. 35 に図示した。なお、志々伎湾では、内湾より沿岸から外洋域に分布することが一般に知られている種 (具体的には *Calanus* spp.、*Undinula* spp.、*Eucalanus* spp.、*Acrocalanus* spp.、*Clausocalanus* spp.、*Ctenocalanus vanus*、*Calocalanus* spp.、*Centropages furcatus*、および *Oithona plumifera* や *O. longispina* などの大型 *Oithona* 属) の合計の平均個体密度が年間 $100/\text{m}^3$ 以上あるため、比較のためにそれを oceanic copepods として Table 14 と Fig. 35 に示した。これらの沿岸種の湾内の個体群は、明らかに湾外からの流入によって維持されているため、その分布点の季節変化は湾外水の流入の強さの指標になると考えられる。

志々伎湾では、汽水性カイアシ類が優占的になることがなく、最も大きな平均分布点を示したのは *Oithona davisae* であり、2 番目に大きな *Paracalanus crassirostris* の平均分布点と 1.5 の差があった。しかし、志々伎湾でのこの 2 種の分布特性にはそれほど違いはないと考えられる根拠がある。*O. davisae* は、志々伎湾では 7 月と 8 月の 2 ヶ月間しか優占的に出現しない。7 月は、沿岸種が季節的に最も大きな分布点を示した月であり、すなわちこの月は沿岸水の湾内への流入が最も強く、内湾種の分布もそれだけ湾奥側に移動したと推察できる。また、8 月は、舞鶴湾や久美浜湾で同じグループに区分した *P. crassirostris* も優占的に出現し、*O. davisae* 同様、最湾奥部に分布が偏って大きな平均分布点を示している。したがって、*O. davisae* と *P. crassirostris* の平均分布点の違いは、*O. davisae* の分布点を計算した月がたまたま湾奥に集中分布した時に当たるために生じたものと考えられる。*O. davisae* を除いた他の種については、Fig. 35 に示された平均分布点の位置が階段状に変化しており、グループ分けは非常に明白であった。すなわち、*O. davisae* を含めて *P. crassirostris*、*O. attenuata* stocky form、*O. oculata* の 4 種が第 1 のグループを形成し、*O. brevicornis*、*O. nana*、*P. parvus*、*Euterpina acutifrons*、*O. simplex*、*Acartia omorii*、*O. similis* の 7 種が第 2 のグループ、そして沿岸種より小さな平均分布点を持つ *Microsetella norvegica* が第 3 のグループである。志々伎湾での第 1 ～第 3 のグループは、構成種からみて舞鶴湾の第 2 ～第 4 のグループに相当する。なお、志々伎湾での *O. nana* は *P. parvus* と同じグループになったが、舞鶴湾では *M. norvegica* と同じ 4 番目のグループであり、*O. nana* の分布特性に湾による違いが見られた。それ以外の種のグループ分けについては、他湾での結果と矛盾する点はない。

5.3 考察

舞鶴湾、久美浜湾および志々伎湾という異なった閉鎖性の 3 つの湾で繁殖期を通したカイアシ類の平均的な分布位置を比較すると、そこに出現する優占カイアシ類は 4 つのグループに区分されることが分かった。ここではそれをグループ I～IV と呼ぶことにする。

それらの分布特性は次のようにまとめることができる。グループ I は汽水性とよばれる種で、通常、最湾奥部に分布が限られるか、開放的な湾では優占的に出現することがない。舞鶴湾では *Acartia sinjiensis* の 1 種、久美浜湾では *A. sinjiensis* と *Pseudodiaptomus marinus* の 2 種のみが湾の中で多くなるが、他にも同様な分布を示す種として *Eurytemora affinis* が舞鶴湾と久美浜湾に出現している。湾の閉鎖度の低い志々伎湾でも *P. marinus* と *E. affinis* のノープリウスが湾奥部に偏った分布で出現している(上田 1980, 1982)。しかし、我が国の極端に低塩分化する汽水域では、しばしば *Sinocalanus tenellus* が優占することが報告されているが(Harada et al. 1985; Hada et al. 1986)、本研究で最も閉鎖的な久美浜湾でも *S. tenellus* はほとんど出現しなかった(5月に1個体計数された)。塩分変化の著しい環境に生息する汽水種は広塩分性ではあるが、種によって好適塩分は異なっている(Lance 1963)。したがって、本研究で対象にした大きな流入河川のない湾で繁殖できるカイアシ類は汽水域の中でも高塩分を好む種であると考えられる。グループ II は、グループ I ほど分布が湾奥部に制限されないが、平均分布点が湾の中央部から湾奥側に偏った分布をする。このグループの種にとって、繁殖に最も適した環境は湾内部にあり、内湾種と呼ぶのに最もふさわしいグループといえる。中でも、*Oithona davisae* は我が国温帯の閉鎖的な湾では高水温期に大繁殖し、内湾生態系の最も主要なメンバーの 1 つになる。グループ III は、グループ IV ほどに湾口部に分布は制限されないが、平均分布点が湾中央より湾口部側に偏る。本研究では湾外の調査は行っていないので、現存量が湾内と湾外でどちらが多いかは断言できず、内湾の環境がこのグループにとって最適であるかどうかは分からない。しかし、少なくとも志々伎湾のような開放的な湾では最も優占的なグループになり、湾奥部を除き、湾内の環境が彼らにとって不適とは考えられない。グループ IV は、平均分布点が極端に湾口に偏るか、極端に閉鎖的な湾ではほとんど出現することがない。ただし、沿岸水の湾内への流入が著しい季節では、沿岸水と内湾水の境界域に物理的に集積されて湾内で出現量が大きくなることも考えられる。このグループの種にとって湾内の環境は明らかに不適であり、湾内の個体群は湾外で繁殖した個体の流入によって維持されているとみなされる。もちろん、これらの 4 つのグループの湾内での平均的な分布位置は湾の性状によって異なり、また各月の実

際の分布は、潮流やその他の要因で必ずしも上のようにはならないことは言うまでもない。

以上の4つのグループは、Jeffries (1967) が汽水性の動物プランクトンをその分布によって4つのカテゴリーに分けたのと同じである。本研究の意義は、第一に、塩分傾斜の少ない内湾でも河口域と同様な生態的区分があることを示したことにある。第二に、その区分は、分布特性が連続的に変化する多くの種を人為的に分けたものではなく、平均分布点という数値で経験的に分けたことにある。Yamazi (1956) の他にも内湾性カイアシ類の相対的な分布位置を明らかにした研究はあるが(例えば Hirota 1974; Hirota & Hara 1975)、本研究のように分布位置を客間的に表すために数量化し、かつ、その平均をもって種の分布を比較した例はなく、もちろん、内湾種の分布が客間的にグループ分けできることを示した研究はない。この区分は Yamazi (1956) の内湾プランクトン群集の区分とは必ずしも一致しない。その最大の理由は、異なったグループの複数の種が当時は1種とされていたためである。まず、最湾奥部、汽水域または河口域に分布するという Yamazi の *Acartia* community では、春から初夏には *A. clausi* が、夏から秋は *A. spinicauda* が優占するとしているが、その出現期と種の形態から考えて *A. clausi* は *A. omorii* と *A. hudsonica* が、*A. spinicauda* は *A. erythraea* と *A. sinjiensis* が混同されたものと推察される。したがって、この群集はグループ I から III までの種を含んだものとみなされる。時期によって *A. omorii* や *A. hudsonica* が極端に湾奥に偏在したり、また、夏季に *A. sinjiensis* が河口域で大量に繁殖した場合はカイアシ類の大部分が *Acartia* という特徴的なカイアシ類相になるため、Yamazi は *Acartia* community が最湾奥部に位置すると思ったのではないと思われる。*Acartia* community の外側に位置する高密度の *Oithona nana* community は、*O. davisae* の優占するグループ II に相当する。その外側の *Paracalanus* community は、当時は *P. crassirostris* も *P. parvus* として扱われていたため、*P. crassirostris* の優占するグループ II と *P. parvus* の優占するグループ III にまたがるものとみなされる。さらに外側の *Oithona similis* community については種名の問題はなく、そのままグループ III に相当する。その他の *Microsetella* community、*Oncaea* and *Corycaeus* community、および oceanic community はいずれもグループ IV に該当し、単に季節的な優占種の違いにより群集を分けたものと考え

られる。

先に述べたように、これまでの河口域でのカイアシ類の分布に関する研究では、主要な分布要因は塩分であるとされてきた。しかし、塩分傾斜の少ない内湾では、グループ I を除き、塩分を主要な分布要因として考えることはできない。実際、これまでの飼育実験では、多少の塩分低下はカイアシ類の生存に対してほとんど影響がないことが知られている。例えば、Lance (1963) によれば、30% 希釈した海水中の *Acartia tonsa*、および 50% 以上希釈した海水中の *A. bifilosa* の死亡率には変化がなかった。また、Ambler (1985) は *A. tonsa* の産卵について調べ、10% の低塩分下でも産卵量への影響はわずかにすぎないと述べている。Table 15 は、舞鶴湾の 7 定点における *Oithona davisae* の成体出現量と塩分およびクロロフィル a の分布との相関を示したものであるが、塩分との有意な相関が見られたのは 15 ヶ月中 2 ヶ月にすぎなかった。また、塩分の湾内外差のない志々伎湾でも、沿岸性種が湾口から湾奥に向けて明瞭に個体数を減らすことから、塩分が分布の要因ではないことは明白である。

塩分以外の環境因子の中で、カイアシ類の分布要因として最も考えられるのは餌密度であろう。本研究で分布を見た種はいずれも植食性か雑食性であり、彼らの主要な餌は植物プランクトンである。カイアシ類の分布と植物プランクトン（またはクロロフィル a）の分布との有意な相関を示した例は、とくに鉛直分布の研究において数が多い（例えば、Bird 1983; Herman 1983; Paffenhöfer 1983; Townsend et al. 1984; Daro 1985）。舞鶴湾でも、*O. davisae* が高密度に出現する 4 月から 9 月までの間、その分布とクロロフィル a の分布には常に有意な相関が得られており（Table 15）、高密度な餌が高密度な本種の個体群を維持していると考えることができる。逆に言えば、植物プランクトンの低密度な水塊では本種の個体群は維持できず、それが分布の制限要因になっていると考えられる。内湾性カイアシ類である *A. tonsa* が低餌密度下では必要量の餌を摂取できないことを示した Paffenhöfer & Stearns (1988) の研究は、低餌密度が分布の制限要因になることを実験的に証明したものであるといえる。

しかし、湾奥部には分布できないグループ IV の種にとって、餌密度が分布要因になるとは考えられない。一般的に沿岸の表層では餌不足にならないとはいえ（Huntley &

Boyd 1984)、より餌の多い環境条件が不適になるとは考えられない。塩分と餌以外で、カイアシ類の分布に影響すると考えられる要因は捕食圧である。Hodgkin & Rippin-gale (1971) は西オーストラリアの汽水性カイアシ類 *Gladiferens imparipes* は、*Acartia clausi* や *Sulcanus conflictus* の捕食によって分布が制限されていることを示した。また、Fulton (1984) はノースカロライナ州の河口における *A. tonsa* から *Paracalanus crassirostris* および *Oithona colcava* への優占種の季節的交代は、魚がより大きな *A. tonsa* を選択的に捕食した結果であると述べている。淡水域では、新たな捕食者(魚)の導入によって、その動物プランクトンの優占種や組成が変わってしまうことが何度も報告されている(例えば、Brooks & Dodson 1965; Wells 1970; Kerfoot 1977)。動物プランクトンの豊富な内湾ではその捕食者も多いと考えられ、捕食圧はそこに分布するカイアシ類の現存量に影響する重要な因子であると推察される。動物プランクトンへの捕食については、餌生物の大きさによる選択捕食の現象がよく知られている(Brooks & Dodson 1965; Fulton 1985; Landry et al. 1985; Warran et al. 1986)。沿岸性の種が内湾性の種に比べて一般的に大型であることは知られているが、内湾で優占的なグループ II と III の同属の種を比較しても、湾口側に分布するグループ II の種の方が明らかに大型である(Table 16)。したがって、グループ III や IV の大型の種は、グループ I の小型種より選択的に捕食される可能性がある。さらに、湾内のカイアシ類優占種そのものがノープリウスを捕食することが知られており(Lampitt 1978; Landry 1978; Uchima & Hirano 1986)、内湾の優占カイアシ類現存量の大きさを考えれば、ノープリウスに対する捕食圧は沿岸とは比較にならないほど高いはずである。そのような湾内の環境条件の下では、たとえ小型の種でもノープリウスに対する捕食圧に見合うだけの繁殖能力がなければ個体群を維持することはできない。

本研究では、分布特性の一般化を行うために閉鎖性が大きく違う3つの湾で調査を行った。その結果、優占種の相対的な分布位置関係はどの湾でもほぼ同じであり、3つの湾に共通するグループ分けを行うことができた。しかし、グループの構成種については湾によって多少の違いがあった。まず、志々伎湾で優占種であった *Oithona attenuata* stocky form、*O. oculata*、*O. simplex* の3種は、舞鶴湾と久美浜湾では出現量が少な

いか、またはまったく出現しなかった。これらの *Oithona* はいずれも熱帯または亜熱帯種と考えられ、舞鶴湾と久美浜湾が志々伎湾より高緯度に位置しているために繁殖できないと推察できる。実際、これらは著者の観察では沖縄の内湾やサンゴ礁域でよく繁殖する種であり、逆に本州以北の湾でこれらの種が優占的にプランクトン中出现した報告はない。また、*O. nana* が舞鶴湾ではグループ IV に、志々伎湾ではグループ III に区分されるという違いがあった。その理由の 1 つには計数上の誤りが考えられる。舞鶴湾では夏季 *O. davisae* が圧倒的に優占し、しかも湾奥部ほど出現量が多くなる。このため、*O. davisae* については湾奥部ほど少量のサブサンプルしか計数されていない。*O. davisae* 以外の種については、当然残りの量のサンプルについても計数するが、その際は検鏡能率を上げるため、*O. davisae* については顕微鏡下で逐一目を止めて種や発育段階を確認することはしなかった。したがって、*O. davisae* の出現量の大きいサンプルほど、よく似た *O. nana* の幼体は見落とされる可能性が高くなり、結果として舞鶴湾では *O. nana* の分布点は過小に評価されたと考えることができる。もう 1 つの理由として、*O. davisae* との種間競合が分布に現れたと考えることができる。互いに要求の似た近縁種間の競合関係が、いわゆる「すみ分け」として分布に現れることは川の魚などでよく知られている。カイアシ類でも、同属の 2 種の間で時間的あるいは空間的「すみ分け」を示唆する現象がいくつか報告されている (Jeffries 1962, 1967; Wooldridge & Melville-Smith 1979; Greenwood 1981)。ただし、カイアシ類の場合、どの様に一方が他方を駆逐するのかといった競合のメカニズムは解明されておらず、すみ分けに見える現象が本当に種間競合によるものかどうかは不明である。しかし、実際に近縁種間の競合による「すみ分け」があると仮定すれば、舞鶴湾では同属の *O. davisae* が全湾に優占的であるため *O. nana* は湾口部に分布が限られるが、志々伎湾では *O. davisae* はほとんど出現しないか最湾奥部にしか優占的に出現しないため、より湾の奥まで分布を広げることができたと説明することができる。

以上の考察の結論として、グループ I を除き、内湾性カイアシ類の分布を決定する主要な環境要因は塩分ではなく、餌の密度と捕食圧であるという仮説を提唱する。上に述べたように、Jeffries (1967) は、汽水性の動物プランクトンを分布特性から 4 つに区分し、

塩分耐性の違いを分布要因に考えて、それらに真河口産 (true estuarine)、河口域海産 (estuarine and marine)、広塩性海産 (euryhaline marine) および狭塩性海産 (stenohaline marine) という名称を与えた。しかし、本研究の結論から言えば、その名称をそのまま内湾性カイアシ類の生態的区分に使えば、各グループの分布特性に誤った印象を与えることになり、適当ではない。そこで、本研究では新しい仮説に基づいた用語を提唱する。なお、第1章で述べたように本論文では「沿岸性」という言葉を「内湾性」に対する意味で使ってきたが、新しい用語の中の「沿岸性」は当然、本来の定義(内湾を含み、海岸線から陸棚上のすべての海域)で使っている。まず、グループ I は他の用語との整合性から「低塩分沿岸性」(oligohaline neritic) と呼ぶ。このグループについては、その分布要因が低塩分にあると考えられるため簡単に「汽水性」(brackish-water) と呼んでも差し支えはない。グループ II は、餌密度の高い海域すなわち富栄養海域で捕食圧に優る高い繁殖能力を持つ種とみなされ、「富栄養沿岸性」(eutrophic neritic) と呼ぶ。逆にグループ IV は、グループ II のように高い繁殖能力はないが餌密度の低い海域でも繁殖可能な種とみなされ、「貧栄養沿岸性」(oligotrophic neritic) と呼ぶ。ただし、グループ IV としての *Microsetella norvegica* は外洋にまで広く分布が知られている種であり(例えば Sewell 1940)、「沿岸性」という言葉は付ずに単に「貧栄養性」と呼ぶ方が無難かも知れない。グループ III は、その中間的な能力の種と考えられ、「中栄養沿岸性」(mesotrophic neritic) と呼ぶ。我が国では「内湾性」という用語が普通に使われているが、内湾を好適な環境とするは富栄養沿岸性または中栄養沿岸性の種であり、ただ内湾域でも多く出現することだけで *M. norvegica* などの貧栄養性種を内湾性と呼ぶべきではない。

第6章 結論

本研究には2つの目的があった。1つは水産学的観点から仔稚魚の餌として最も重要な内湾性カイアシ類の現存量と鉛直分布をノーブリウスを含めて正しく把握することである。もう1つは、環境学的観点から内湾水塊の指標生物として最も重要なカイアシ類の種レベルでの指標性を再検討することである。それらの目的を達成するために、とくに发育段階ごとの出現量と鉛直分布については、これまでにない綿密な採集を行った。また、時間的に変動する現象の中から一般性を見いだすために、多くのデータの平均化を行った。その結果、内湾性カイアシ類の生態で本研究以前には知られていなかった重要な一般的傾向がいくつか明らかになった。

まず、发育段階別出現量(第3章)については、发育に伴う減耗のし方に違いはあるが、成体に対するノーブリウスの平均現存量は約10倍、コペポディト幼体は約3倍という優占種に共通した結果が得られた。今後は、ノーブリウスが定量的に採集されないネット採集でもこの値を使って成体出現量からノーブリウスやコペポディト幼体のおおよその現存量を推定することができる。その際の注意点として、まず、昼間は发育段階によって鉛直分布が異なるため、採集は必ず底層からの鉛直曳きを行う必要がある。また、*Acartia*のように成体の昼間の分布に極端な偏りがある場合は、夜間採集を行うか、あるいは成体出現量ではなくコペポディト全体の出現量の約2倍としてノーブリウスの量を推定すべきである。さらに、上の値はあくまで繁殖期間を通した平均であることに留意し、繁殖期間を通して何回かの採集を行うことが望ましい。

发育段階別鉛直分布(第4章)については、ノーブリウスの成長に伴い平均分布層が上昇し、ノーブリウス後期またはコペポディト初期で最も表層近くに分布した後、コペポディトの成長に伴って平均分布層が下降するという現象が優占種に共通して見られた。これは、ノーブリウスは表層付近に分布するというこれまでの一般的見方とは異なり、内湾性カイアシ類ノーブリウスに関する今後の生理生態研究にとって大きな意義があると考えられる。また、ノーブリウスの定量採集の上でも、ノーブリウスを餌とする仔稚魚の摂餌

生態を考える上でも重要な知見になるはずである。

種レベルでの湾内分布(第5章)では、3つの湾で年間を通して行った分布調査から各優占種の平均的な分布を比較検討し、内湾に出現する優占種の分布には4つのグループがあることを明らかにした。また、それぞれのグループの分布要因を考察した上で、それにふさわしい名称として、低塩分沿岸性、富栄養沿岸性、中栄養沿岸性、貧栄養沿岸性という用語を提唱した。各グループの構成種は、説明が可能な少数の例外を除いて、環境の大きく異なる3つの湾で一致するため、それらの種は内湾水塊の性状を示すよい指標になると考えられる。とくに、低塩分沿岸性種以外は、その分布の主要因が餌密度にあると考察され、したがって内湾の富栄養化状態の指標と考えることができる。分布特性による種のグループ化の利点は、異なる湾や異なる季節を比較する場合、分布を比較する指標種が同じグループ同士であれば必ずしも同じ種でなくてもよいということにある。それによって内湾域における指標生物としてのカイアシ類の有用性は、これまで以上に高くなることが期待される。また、各グループに適切な用語を与えることで、論文や報告書の中での論議がしやすくなるはずである。

本研究では、内湾性カイアシ類の生態について一般的傾向を把握するために、多くのデータから平均を求めた。しかし、第3章と第4章は舞鶴湾のみのデータであることを考えれば、得られた傾向が必ずしも内湾性カイアシ類に普遍的な現象であると結論するわけにはいかない。第4章で扱った優占種の発育段階別鉛直分布については、他の海域でも同様の結果が得られたことを考察で述べたが、今後も他の海域で本研究と同様の結果が得られるかどうかを追調査する必要があるであろう。また、本研究で対象にした種はいずれも定量的な解析が容易な優占種のみであり、非優占種についても本研究で得られた結果と同様の現象があるかどうかについて調べる必要がある。ノープリウスやコペポディト幼体の同定が可能な種ならば、採集量を大きくすることでそうした研究は可能であろう。さらに、第5章の分布による種のグループ分けについては、熱帯域や寒帯域では優占種が異なるため、新たに分布調査をしてグループ分けを行う必要がある。本研究ではいくつかの新しい現象や仮説を提示したが、今後の研究の方向としては、現象の要因解析や仮説の論議の前に、さらなる事実の蓄積が望まれる。

要 約

内湾における浮遊性カイアシ類の発育に伴う出現量の変化と鉛直分布の変化を知るために、とくにノープリウスの定量採集に注意を払った詳細な採集調査を舞鶴湾で行った。また、近年本邦産の内湾性カイアシ類の分類が大幅に修正されたため、種レベルでの水塊指標性を再検討することを目的に、舞鶴湾、久美浜湾、志々伎湾の3湾について周年にわたる水平分布調査を行った。これらの調査から得た多くのデータを平均化し、次のような結果が得られた。

(I) 舞鶴湾における優占種の発育段階別現存量

1) *Acartia omorii* と *A. hudsonica* の2年にわたる成体の季節的出現状況から、その季節的出現の開始は厳密に水温に制御されており、底層水温が 20°C 以下になることが繁殖の必要条件であると考えられる。

2) *Oithona davisae* と *Paracalanus crassirostris* については、出現量の季節変化からそれぞれ 12°C、15°C 以上が繁殖のための好適水温条件とみなされるが、繁殖期の開始(出現量が急激に大きくなる時期)には水温以外の条件も関わっていることが考えられる。

3) 全発育段階の出現量は、*O. davisae* では昼間の採集でも夜間の採集でも有意な差はないが、*P. crassirostris* と *Acartia* spp. では夜間採集の方が大きな出現量を示した。

4) *O. davisae* では、出現量の多い季節(繁殖期)には少ない季節より全発育段階に対するノープリウスの比率が高くなる傾向が見られた。

5) 発育に伴う現存量比率の変化は優占種によって異なり、*O. davisae* ではノープリウス期に、*P. crassirostris* ではノープリウス後期に、*Acartia* spp. ではコペポディド初期に急激な減少が見られた。

6) ノープリウス、コペポディド幼体の現存量を推定するため、成体平均現存量に対するノープリウスとコペポディド幼体の平均現存量の割合を求め、ノープリウスは10倍前

後、コペポディド幼体3倍前後という値が得られた。ただし、*Acartia* spp. では夜間の成体出現量が昼間とは大きく違うため、ノープリウスの現存量はコペポディド全体の現存量の2倍として推定する方が望ましい。

7) 本研究で得られた成体現存量の比率から、天然における成体の生存日数は *O. davisae* では雌約6日、雄約0.5日、*P. crassirostris* では雌約8日、雄約1日、*Acartia* spp. では雌約5日、雄約2日と推定される。

(II) 舞鶴湾における優占種の発育段階別分布

1) 種全体の平均分布深度は季節あるいは日によって異なるが、発育段階別に平均分布深度を比較した場合、*Oithona davisae*、*Paracalanus crassirostris*、*Acartia* spp. のいずれもが昼間ノープリウスの成長に伴い分布層が上昇し、ノープリウス後期またはコペポディド初期で最も表層近くに分布した後、コペポディドの成長に伴い下降するという傾向が得られた。

2) *O. davisae* では、成体雌雄の鉛直分布には一定の違いはなかった。また、抱卵雌と非抱卵雌の鉛直分布の違いには一定の傾向は認められなかった。

3) *P. crassirostris* の成体では雄の方が雌より下層に分布する傾向が見られた。また、卵は *P. crassirostris* ではN1より下層に、成体より上層に上層に分布し、浮遊卵であることが示されたが、*Acartia* spp. では成体より下層に分布し、沈降卵であることが示された。

4) 成長に伴う水平分布の変化には一定の傾向はなかったが、*O. davisae* と *P. crassirostris* については連続する2ヶ月の間で成長に伴う変化のパターンが逆転したり、異なる月で同じ変化を示すことが見られた。

5) 夜間の発育段階別鉛直分布は昼間とは異なり、とくにノープリウス後期以降の成長に伴う変化が夜間には不明瞭になった。

6) 1) の成長に伴う鉛直分布の変化については、餌利用の観点からの意義が考えられる。

(III) 湾内分布と種の指標性

1) 舞鶴湾、久美浜湾、志々伎湾の3湾における優占種の繁殖期を通した平均分布点を比較して各種の分布特性を明らかにするとともに、客観的に種をグループⅠ～Ⅳに分けることができた。

2) グループⅠはいわゆる汽水種であり、塩分が分布要因であるとみなされるが、他のグループは塩分よりも餌密度と捕食圧が主な分布要因になっていると考えられる。すなわち、グループⅡは高餌密度、グループⅣは低捕食圧がそれぞれ分布許容要因であり、グループⅢはグループⅡとⅣの中間的なもので高餌密度と低捕食圧の両方が要因であると考えられる。

3) *Oithona nana* は平均分布点では舞鶴湾と志々伎湾で違うグループに分類されたが、その要因として湾内に優占する近縁種との種間競争の可能性が考えられる。

4) 各グループの呼称として分布の要因から、低塩分沿岸性、富栄養沿岸性、中栄養沿岸性、貧栄養沿岸性という用語を提唱する。

謝 辞

本研究の大部分は著者が大学院在学中に京都大学農学部附属水産実験所に滞在して行われたものであり、指導教授である京都大学農学部岩井保先生の理解と便宜がなければあり得ないものであった。また、論文をまとめるにあたり、同先生の懇切なご指導とご校閲の労をいただいた。まず岩井先生に対して心より感謝の意を表します。

京都大学農学部附属水産実験所では、中村泉助教授をはじめ、すべての職員に大変お世話になった。とくに中原紘之助手(現熱帯農学専攻助教授)には、研究を進める上で直接的な指導を受け、かつ、著者が病気で採集できない場合に採集を代わってもらったことなど、計り知れない労をいただいた。また、舞鶴湾の採集では、実験所職員だけでなく、桑原昭彦氏(現京都府海洋センター)、南卓志氏(現水産庁北海道区水産研究所)、横山寿氏(現水産庁養殖研究所)、前川啓一氏(現広島県庁)ら、当時実験所に常駐した先輩や後輩の多くの助けを借りた。久美浜湾での採集は、横山寿氏のベントス調査に合わせて、共同で行ったものである。以上の方々に厚く御礼申し上げます。

志々伎湾での調査は、本文中でも述べたように水産庁西海区水産研究所のマダイ研究の一環として行われたものであり、その研究に著者を紹介してくれた同研究所田中克研究員(現京都大学農学部助教授)とプランクトン採集に直接携わった職員の方々に深謝いたします。

引用文献

- Ambler, J.W., 1985. Seasonal factors affecting egg production and viability of *Acartia tonsa* Dana from East Lagoon, Galveston, Texas. *Estua. coast. Shelf Sci.*, 20: 743-760.
- Ambler, J.W., J.E. Cloern & A. Hutchinson, 1985. Seasonal cycles of zooplankton from San Francisco Bay. *Hydrobiologia*, 129: 177-197.
- Anraku, M., 1975. Microdistribution of marine copepods in a small inlet. *Mar. Biol.*, 30: 79-87.
- Arthur, D.K., 1977. Distribution, size, and abundance of microcopepods in the California Current system and their possible influence on survival of marine teleost larvae. *Fish. Bull., U.S.*, 75: 601-611.
- Barlow, J.P., 1955. Physical and biological process determining the distribution of zooplankton in a tidal estuary. *Biol. Bull.*, 109: 211-225.
- Bayly, I.A.E., 1965. Ecological studies on the planktonic Copepoda of the Brisbane River estuary with special reference to *Gladiferens pectinatus* (Brady)(Calanoida). *Australian J. mar. Freshwat. Res.*, 16: 315-350.
- Beers, J.R., F.M.H. Reid & G.L. Stewart, 1975. Microplankton of the North Pacific central gyre. Population structure and abundance, June 1973. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 60: 607-638.
- Beers, J.R., F.M.H. Reid & G.L. Stewart, 1980. Microplankton population structure in southern California nearshore waters in late spring. *Mar. Biol.*, 60: 209-226.
- Beers, J.R. & G.L. Stewart, 1969a. Micro-zooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components. *Mar. Biol.*, 4: 182-189.
- Beers, J.R. & G.L. Stewart, 1969b. The vertical distribution of micro-zooplankton and some ecological observations. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, 33: 30-44.
- Benson, A. & R.F. Lee, 1975. The role of wax in oceanic food chains. *Sci. Amer.*, 232: 76-86.
- Bird, J.L., 1983. Relationship between particle-grazing zooplankton and vertical phytoplankton distributions on the Texas Continental Shelf. *Estua. coast. Shelf Sci.*, 16: 131-144.
- Björnberg, T.K.S., 1972. Developmental stages of some tropical and

- subtropical planktonic marine copepods. *Studies on the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands*, 40: 1-185.
- Bradford, J.M., 1976. Partial revision of the *Acartia* subgenus *Acartiura* (Copepoda: Calanoida: Acartiidae). *N.Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, 10: 159-202.
- Brooks, J.L. & S.I. Dodson, 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150: 28-35.
- Carter, J.C.H., 1965. The ecology of the calanoid copepod *Pseudocalanus minutus* Krøyer in Tessiarsuk, a coastal meromictic lake of northern Labrador. *Limnol. Oceanogr.*, 10: 345-353.
- Checkley, D.M., Jr., 1982. Selective feeding by Atlantic herring (*Clupea harengus*) larvae on zooplankton in natural assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 245-253.
- Conover, R.J., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 15: 156-233.
- D'Apolito, L.M. & S.E. Stancyk, 1979. Population dynamics of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) from North Inlet, South Carolina, with reference to dimorphic males. *Mar. Biol.*, 54: 251-260.
- Daro, M.H., 1985. Feeding rhythms and vertical distribution of marine copepods. *Bull. Mar. Sci.*, 37: 487-497.
- Deevey, G.B., 1948. The zooplankton of Tisbury Great Pond. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 12: 1-44.
- Deevey, G.B., 1952. Quantity and composition of the zooplankton of Block Island Sound, 1948. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 13: 120-164.
- Deevey, G.B., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. V. Zooplankton. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 15: 113-155.
- Digby, P.S.B., 1950. The biology of the small planktonic copepods of Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29: 393-438.
- Digby, P.S.B., 1954. The biology of the marine planktonic copepods of Scoresby Sound, east Greenland. *J. anim. Ecol.*, 23, 208-338.
- Endo, Y., H. Hasumoto and A. Taniguchi, 1983. Microzooplankton standing crop in the western subtropical Pacific off the Bonin Islands in winter, 1980. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 39: 185-191.
- Faber, D.J., 1966a. Seasonal occurrence and abundance of free-swimming copepod nauplii in Narragansett Bay. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23: 415-422.

- Faber, D.J., 1966b. Free-swimming copepod nauplii of Narragansett Bay with a key to their identification. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 23: 189-205.
- Ferrari, F.D. & J. Orsi, 1984. *Oithona davisae*, new species, and *Limnithona sinensis* (Burckhardt, 1912) (Copepoda: Oithonidae) from Sacramento-San Joaquin Estuary, California. *J. crustacean Biol.*, 4: 106-126.
- Fish, C.J., 1936a. The biology of *Calanus finmarchicus* in the Gulf of Maine and Bay of Fundy. *Biol. Bull.*, 70: 118-141.
- Fish, C.J., 1936b. The biology of *Oithona similis* in the Gulf of Maine and Bay of Fundy. *Biol. Bull.*, 70: 168-187.
- Fish, C.J., 1936b. The biology of *Pseudocalanus minutus* in the Gulf of Maine and Bay of Fundy. *Biol. Bull.*, 70: 193-216.
- Frolander, H.F., C.B. Miller, M.J. Flynn, S.C. Myers and S.T. Zimmerman, 1973. Seasonal cycles of abundance in zooplankton populations of Yaquina Bay, Oregon. *Mar. Biol.*, 21: 277-288.
- Fulton, R.S. III, 1984. Predation, production and the organization of an estuarine copepod community. *J. Plankton Res.*, 6: 399-415.
- Fulton, R.S. III, 1985. Predator-prey relationships in an estuarine littoral copepod community. *Ecology*, 66: 21-29.
- 古橋賢造, 1957. 舞鶴湾に於ける動物プランクトンの季節変化. 海と空, 33(1/2): 14-23.
- Furuhashi, K., 1976. Diel vertical migration suspected in some copepods and chaetognaths in the inlet waters, with a special reference to behavioural differences between male and female, noted in the former. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 22: 355-370.
- 古橋賢造, 1980. 舞鶴湾のプランクトン. 月刊海洋科学, 12(10), 717-729.
- 古橋賢造・榎原資嗣, 1976. 1975年秋季舞鶴湾に出現した赤潮について. 海と空, 51: 85-91.
- Furuhashi, K. & S. Ebara, 1978. On the diurnal changes in the amount of chlorophyll *a* and phaeophytin in the inlet waters I. Changes of chlorophyll *a* and phaeophytin in relation to those of chemical elements and phytoplankton in Maizuru Bay in April. 1974. *Oceanogr. Mag.*, 29: 11-22.
- Hada, A., S. Uye & T. Onbe, 1986. The seasonal life cycle of *Sinocalanus tenellus* (Copepoda: Calanoida) in a brackish-water pond. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 33: 29-41.
- 浜田七郎, 1980. 志々伎湾の海況特性. 西海区水産研究所研究報告, 54: 141-155.

- Haq, S.M., 1965a. Development of the copepod *Euterpina acutifrons* with special reference to dimorphism in the male. *Proc. Zool. Soc. London*, 144: 175-201.
- Haq, S.M., 1965b. The larval development of *Oithona nana*. *J. Zool.*, 146: 555-566.
- Harada, E., M. Nishino & T. Narita, 1985. A partite plankton sampler and summer vertical structure of zooplankton revealed using it in shallow brackish waters, Lake Shinji-ko and Lake Naka-umi. *Physiol. Ecol. Japan*, 22: 37-57.
- Hardy, A., 1956. The Open Sea. Its *Natural History : Part I, The World of Plankton*. Collins Clear-type Press, London, 335pp.
- Herman, A.W., 1983. Vertical distribution patterns of copepods, chlorophyll, and production in northern Baffin Bay. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 709-719.
- 広海十朗, 1981. 本邦周辺海域に出現した Paracalanidae 3種. 日本プランクトン学会報, 28: 153-164.
- Hirakawa, K., 1974. Biology of pelagic harpacticoid copepod, *Microsetella norvegica* Boeck in Oshoro Bay, Hokkaido I. Life history. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 21: 41-54.
- Hirota, R., 1974. Occurrence of zooplankton in Ariake-kai, western Kyushu, I. Regional occurrence of the important zooplankton in the warmer season. *Kumamoto J. Sci. Biol.*, 12: 1-15.
- Hirota, R., 1979. Occurrence of zooplankton in Ariake-kai, western Kyushu, III. Regional occurrence of the important zooplankton in the colder season. *Kumamoto J. Sci. Biol.*, 14: 33-41.
- Hirota, R. & M. Hara, 1975. Zooplankton investigations in Yatsushiro-kai, western Kyushu, I. Regional and seasonal occurrences of the important zooplankton. *J. oceanogr. Soc. Japan*, 31: 115-123.
- Hirota, R. & M. Hara, 1985. High abundance of *Oithona davisae* (Copepoda: Cyclopoida) in the shallow waters adjacent to the mud flats in Ariake-kai, western Kyushu. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 32: 169-170.
- Hirota, R., 1990. Microdistribution of the marine copepod *Oithona davisae* in the shallow waters of Ariake-kai mud flat, Japan. *Mar. Biol.*, 105: 307-312.
- Hjort, J., 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 20: 1-228.
- Hodgkin, E.P. & R.J. Rippingale, 1971. Interspecific conflict in estuarine

- copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 16: 573-577.
- Huntley, M. & C. Boyd, 1984. Food-limited growth of marine zooplankton. *Am. Nat.*, 124: 455-478.
- Ito, T., 1956. Three new copepods from brackish-water lakes of Japan. *Pacif. Sci.*, 10: 468-473.
- 伊藤栄樹・飯塚昭二, 1979. 大村湾における動物プランクトンに関する研究 — I. 橈脚類の季節的出現. 長崎大学水産学部研究報告, 47: 5-14.
- Jacobs, J., 1968. Animal behaviour and water movement as co-determinants of plankton distribution in a tidal system. *Sarsia*, 34 (2nd European Symp. Mar. Biol.): 355-370.
- Jeffries, H. P., 1962. Succession of two *Acartia* species in estuaries. *Limnol. Oceanogr.*, 7: 354-364.
- Jeffries, H. P., 1967. Saturation of estuarine zooplankton by congeneric associates. p.500-508. In: *Estuaries*, ed. by G.H. Lauff, AAAS, Washington.
- Kerfoot, W.B., 1970. Bioenergetics of vertical migration. *Am. Nat.*, 104: 529-546.
- Kerfoot, W.C., 1977. Implications of copepod predation. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 316-325.
- 古賀文洋, 1984. 橈脚類ノープリウスの形態, 生態, 分類ならびに分化に関する研究. 南海海区水産研究所研究報告, 16: 95-229.
- 桑原昭彦・鈴木重喜, 1983. 若狭湾西部海域に出現する主要仔魚の食性と餌生物の関係について. 日本水産学会誌, 49: 1507-1513.
- Lampitt, R.S., 1978. Carnivorous feeding by a small marine copepod. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1228-1231.
- Lance, J., 1963. Salinity tolerance of some estuarine planktonic copepods. *Limnol. Oceanogr.*, 8: 440-449.
- Landry, M.R., 1978. Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausii*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 63: 77-119.
- Landry, M.R., 1983. The development of marine calanoid copepods with comment on the isochronal rule. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 614-624.
- Landry, M.R., J.M. Lehner-Fournier & V.L. Fagerness, 1985. Predatory feeding behavior of the marine cyclopoid copepod *Corycaeus anglicus*. *Mar. Biol.*, 85: 163-169.
- Lincoln, R.J., G.A. Boxshall & P.F. Clark, 1982. *A dictionary of ecology, evolution and systematics*. pp. 1-298. Cambridge University Press, Cambridge, London, New Rochelle, Melbourne, Sydney.

- Madhupratap, M., 1987. Status and strategy of zooplankton of tropical Indian estuaries: a review. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 34(1): 65-81.
- 舞鶴海洋気象台, 1960. 舞鶴湾の潮流. 海と空, 36: 111-117.
- Marshall, S.M., 1949. On the biology of the small copepods in Loch Striven. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 28: 45-122.
- Millier, C.B., B.W. Frost, H.P. Batchelder, M.J. Clemons & R.E. Conway, 1984. Life histories of large grazing copepods in a subarctic ocean gyre: *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus*, and *Eucalanus bungii* in the northeast Pacific. *Prog. Oceanogr.*, 13: 201-243.
- Moreira, G.S., C. Yamashita & J.C. McNamara, 1983. Seasonal variation in abundance of the developmental stages of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) from the Sao Sebastiao Channel, southern Brazil. *Mar. Biol.*, 74: 111-114.
- 元田 茂, 1974. プランクトンの採集. p.191-225. In: 海洋プランクトン, 丸茂隆三編, 東京大学出版会, 東京.
- Mullin, M.M. and R.R. Brooks, 1967. Laboratory culture, growth rate, and feeding behavior of a planktonic marine copepod. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 657-666.
- Nakahara, H., 1978. Studies on phytoplankton in Maizuru Bay. I. Seasonal variation and vertical microdistribution. *Mem. Coll. Agr., Kyoto Univ.*, 112: 49-82.
- Nishida, S., 1985. Taxonomy and distribution of the family Oithonidae (Copepoda, Cyclopoida) in the Pacific and Indian Oceans. *Bull. Ocean Res. Inst., Tokyo Univ.*, 20: 1-167.
- Nishida, S. & F.D. Ferrari, 1983. Redescription of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, and *O. aruensis* Früchtl, new rank, with notes on the status of *O. spinulosa* Lindberg. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 30: 71-80.
- 西田周平・丸茂隆三, 1976. 日本近海の *Oithona* 属橈脚類の分類について. 1976年度日本海洋学会秋季大会講演要旨集, 8-9.
- Nishida, S., O. Tanaka & M. Omori, 1977. Cyclopoid copepods of the family Oithonidae in Suruga Bay and adjacent waters. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 24: 119-158.
- 西岡純・中西雅幸・杉山元彦・田中俊次, 1977. 舞鶴湾の水質とプランクトンについて. 京都府立海洋センター研究報告, 1: 74-93.
- Nishiyama, T. & K. Hirano, 1983. Estimation of zooplankton weight in the gut of larval walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *Bull. Plankton Soc. Japan*, 30: 159-170.

- Ogilvie, H.S., 1953. Copepod nauplii (I). *Fiches d'identification du Zooplancton. Zooplankton Sheet*, No. 50, 4 pp.
- Paffenhöfer, G.-A., 1976. Feeding, growth, and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 39-50.
- Paffenhöfer, G.-A., 1983. Vertical zooplankton distribution on the northern Florida shelf and its relationship to temperature and food abundance. *J. Plankton Res.*, 5: 15-33.
- Paffenhöfer, G.-A. & D.E. Stearns, 1988. Why is *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 42: 33-38.
- Perkins, E.J., 1974. *The biology of estuaries and coastal waters*. pp. 1-678. Academic Press, London, New York.
- Peterson, W.T., 1986. Development, growth, and survivorship of the copepod *Calanus marshallae* in the laboratory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 29: 61-72.
- Rao, T.S.S., 1977. Salinity and distribution of brackish warm water zooplankton in Indian estuaries. p.196-204. In: *Proceedings of the Symposium on Warm Water Zooplankton*, Nat. Inst. Oceanogr., Goa, India.
- Sciandra, A., 1986. Study and modelling of the development of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: harpacticoida). *J. Plankton Res.*, 8: 1149-1162.
- Sekiguchi, H., 1975. Seasonal and ontogenetic migrations in some common copepods in the northern region of the North Pacific. *Bull. Fac. Fish., Mie Univ.*, 2: 29-38.
- Sekiguchi, H., 1985. Biology of cladocerans and copepods in Ise Bay. 2. Vertical distribution of neritic copepods in relation to their life histories. *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, 12: 1-12.
- Sewell, R.B.S., 1929. The Copepoda of Indian seas. *Mem. Indian Mus.*, 10: 1-221.
- Stepien, J.C., T.C. Malone & M.B. Chervin, 1981. Copepod communities in the estuary and coastal plume of the Hudson River. *Estua. coast. Shelf Sci.*, 13: 185-195.
- Sullivan, B.K. & L.T. McManus, 1986. Factors controlling seasonal succession of the copepods *Acartia hudsonica* and *A. tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island: temperature and resting egg production. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 28: 121-128.
- Taguchi, S., 1976. Microzooplankton and seston in Akkeshi Bay, Japan.

- Hydrobiologia*, 50: 195-204.
- Takahashi, M. & K.D. Hoskins, 1978. Winter condition of marine plankton populations in Saanich Inlet, B.C., Canada. II. Micro-zooplankton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 32: 27-37.
- 田中 克, 1980. 海産仔魚の摂餌と生残. I 天然海域における食性. *海洋と生物*, 11: 440-447.
- Tanaka, O., 1956. The pelagic copepods of the Izu region, middle Japan. Systematic account II. Families Paracalanidae and Pseudocalanidae. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 5: 367-406.
- 田中俊次, 1970. 久美浜湾の漁業環境. 京都府水産試験場業績, 36: 15-59.
- 田中俊次・松岡祐輔・大橋徹, 1970. 久美浜湾における河川水の流入拡散について. 京都府水産試験場業績, 36: 1-14.
- 田中俊次・藤田真吾・杉山元彦・西岡純・中西雅幸, 1977. 1975年10月, 舞鶴湾で発生した *Hemieutrepia antiqua* 赤潮について. 京都府立海洋センター研報, 1: 94-112.
- 谷口 旭, 1975. 動物プランクトンの生産生態. pp.207-235. In: 海洋プランクトン. 東海大学出版会, 東京.
- Taniguchi, A., 1977a. Biomass and size composition of copepod nauplii and tintinnids in the Philippine Sea and the Celebes Sea, summer 1972. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 24: 1-10.
- Taniguchi, A., 1977b. Distribution of microzooplankton in the Philippine Sea and the Celebes Sea in summer, 1972. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 33: 82-89.
- Taniguchi, A., 1983. Microzooplankton distribution along a transverse section crossing a marked oceanic front. *Umi (La mer)*, 21: 95-101.
- Taniguchi, A., 1984. Microzooplankton biomass in the Arctic and Subarctic Pacific Ocean in summer. *Mem. Natl. Inst. Polar Res.*, Special issue 32: 63-76.
- Townsend, D.W., T.L. Cucci & T. Berman, 1984. Subsurface chlorophyll maxima and vertical distribution of zooplankton in the Gulf of Maine. *J. Plankton Res.*, 6: 793-802.
- Tranter, D.J. & S. Abraham, 1971. Coexistence of species of Acartiidae (Copepoda) in the Cochin Backwater, a monsoonal estuarine lagoon. *Mar. Biol.*, 11: 222-241.
- Uchima, M., 1979. Morphological observation of developmental stages in *Oithona brevicornis* (Copepoda, Cyclopoida). *Bull. Plankton Soc. Japan*, 26: 59-76.

- Uchima, M. & R. Hirano, 1986. Predation and cannibalism in neritic copepods. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 33: 147-149.
- 上田拓史, 1975. 舞鶴湾におけるプランクトン相の季節変化について. 昭和 52 年度京都大学農学部研究科修士課程大学院論文, 24pp.
- 上田拓史, 1978. 内湾性かいあし類の世代解析 — 特に *Acartia clausi* について—. 日本プランクトン学会報, 25: 55-66.
- 上田拓史, 1980. 志々伎湾の動物プランクトンに関する研究 — I. 1975 年 4 月から 8 月までの動物プランクトンの組成と橈脚類の分布. 西海区水産研究所研究報告, 54: 171-194.
- 上田拓史, 1982. 志々伎湾の動物プランクトンに関する研究 — II. 1975 年 9 月から 1976 年 4 月までの動物プランクトン群集, 特に内湾性橈脚類の分布特性について. 西海区水産研究所研究報告, 58: 1-22.
- 上田拓史, 1986. 本邦沿岸内湾域において *Acartia clausi* として知られる橈脚類の分類学的見直しと地理的分布. 日本海洋学会誌, 42: 134-138.
- Ueda, H., 1986a. Redescription of the planktonic calanoid copepod *Acartia hudsonica* from Atlantic and Pacific waters: a new record from Japanese waters. *J. oceanogr. Soc. Japan*, 42: 124-133.
- Ueda, H., 1986b. Reproductive isolation between the sympatric, closely related species *Acartia omorii* and *A. hudsonica* (Copepoda: Calanoida). *Bull. Plankton Soc. Japan*, 33: 59-60.
- Ueda, H., 1987a. Temporal and spatial distribution of the two closely related *Acartia* species *A. omorii* and *A. hudsonica* (Copepoda, Calanoida) in a small inlet water of Japan. *Estuar. coast. Shelf. Sci.*, 24: 691-700.
- Ueda, H., 1987b. Small-scale ontogenetic and diel vertical distribution of neritic copepods in Maizuru Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35: 65-73.
- Ueda, H., 1991. Horizontal distribution of planktonic copepods in inlet waters. *Proc. 4th Intern. Conf. Copepoda (Bull. Plankton Soc. Japan, Special vol.)*, pp.143-160.
- Ueda, H., A. Kuwahara, M. Tanaka and M. Azeta, 1983. Underwater observations on copepod swarms in temperate and subtropical waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 165-171.
- Ueda, H. & J. Hiromi, 1987. The *Acartia plumosa* T. Scott species group (Copepoda, Calanoida) with a description of *A. tropica* n. sp. *Crustaceana*, 53: 225-236.
- Uye, S., 1980. Development of neritic copepods *Acartia clausi* and *A. steueri* II. Isochronal larval development at various temperatures. *Bull.*

- Plankton Soc Japan*, 27: 11-18.
- Uye, S., 1981. Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov: a simple empirical model of daily egg production. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 50: 255-271.
- Uye, S., 1982. Population dynamics and production of *Acartia clausi* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida) in inlet waters. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 57: 55-83.
- Uye, S., Y. Iwai & S. Kasahara, 1982. Reproductive biology of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida) in the Inland Sea of Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 29: 28-35.
- Vannucci, M., 1968. Loss of organisms through the meshes. p. 77-86. In: *Zooplankton sampling*, ed. by D. J. Tranter and J. H. Fraser, The Unesco Press, Paris.
- Warran, G.J., M.S. Evans, D.J. Jude & J.C. Ayers, 1986. Seasonal variations in copepod size: effects of temperature, food abundance, and vertebrate predation. *J. Plankton Res.*, 8: 841-853.
- Wells, L., 1970. Effects of alewife predation on zooplankton populations in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.*, 15: 556-565.
- Williams, R. & D.V.P. Conway, 1984. Vertical distribution, and seasonal and diurnal migration of *Calanus helgolandicus* in the Celtic Sea. *Mar. Biol.*, 79: 63-73.
- Wooldridge, T. & R. Melville-Smith, 1979. Copepod succession in two South African estuaries. *J. Plankton Res.*, 1: 329-341.
- Yamazi, I., 1950. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan I. Introductory notes and the plankton of Akkeshi Bay, Hanasaki Inlet and Nemuro Harbour in Hokkaido., *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 1: 93-113.
- Yamazi, I., 1951. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan II. The plankton of Hakodate Harbour and Yoichi Inlet in Hokkaido. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 1: 185-194.
- Yamazi, I., 1952a. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan III. The plankton of Imari Bay in Kyushu. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 2: 289-304.
- Yamazi, I., 1952b. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan IV. The plankton of Nagasaki Bay and Nagasaki Harbour in Kyushu. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 2: 305-318.
- Yamazi, I., 1952c. Plankton investigation in inlet waters along the coast of

- Japan V. The plankton of Hiroshima Bay in the Seto-naikai (Inland Sea). *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 2: 310-330.
- Yamazi, I., 1952d. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan VI. The plankton of Nanao Bay. *Bull. Japan Sea reg. Fish. Res. Lab.*, special vol., p.309-318.
- Yamazi, I., 1953a. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan VII. The plankton collected during the cruises to the New Yamato Bank in the Japan Sea. *Seto mar. biol. Lab.*, 3: 75-108.
- Yamazi, I., 1953b. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan IX. The plankton of Onagawa Bay on the eastern coast of Tohoku district. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 3: 173-187.
- Yamazi, I., 1953c. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan X. The plankton of Kamaisi Bay on the eastern coast of Tohoku District. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 3: 189-204.
- Yamazi, I., 1954a. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan XI. The plankton of Kozima Bay in the Seto-naikai (Inland Sea). *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 3: 399-421.
- Yamazi, I., 1954b. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan XII. The plankton of Miyako Bay on the eastern coast of Tôhoku District. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 3: 423-441.
- Yamazi, I., 1954c. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan XIII. The plankton of Obama Bay on the Japan Sea coast. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 4: 103-114.
- Yamazi, I., 1954d. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan XIV. The plankton of Turuga Bay on the Japan Sea coast. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 4: 115-126.
- Yamazi, I., 1954e. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan XV. The plankton of Yosa-Naikai and Kumihaman Bay, enclosed bays on the Japan Sea coast. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 4: 127-145.
- Yamazi, I., 1955a. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan VIII. The plankton of Miyazu Bay in relation to the water movement. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 4: 269-284.
- Yamazi, I., 1955b. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan XVI. The plankton of Tokyo Bay in relation to the water movement. *Publ. Seto mar. biol. Lab.*, 4: 285-309.
- Yamazi, I., 1956. Plankton investigation in inlet waters along the coast of Japan XIX. Regional characteristics and classification of inlet waters

based on the plankton communities. *Publ. Seto mar. biol Lab.*, 5: 157-193.

图 表

Table 1. *Oithona davisae* (O.d.), *Paracalanus crassirostris* (P.c.), and *Acartia omorii* and *A. hudsonica* (A.spp.). Mean sex composition at Stn.P in Maizuru Bay. The values are mean percent ratios in total stages (N1-C6) at night; those in the parentheses are in the daytime.

Stage	O. d.		P. c.		A. spp.	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂
C4	-	-	2.2 (2.3)	2.0 (1.9)	1.6 (1.1)	2.0 (1.1)
C5	-	-	2.2 (1.6)	2.4 (2.3)	2.2 (0.3)	1.5 (0.5)
C6	5.9 (4.3)	1.1 (1.0)	7.6 (5.7)	1.4 (1.2)	6.8 (1.9)	2.5 (0.7)

Table 2. *Oithona davisae*. Abundance of each developmental stage per 10-l seawater taken with a Van Dorn water bottle in Maizuru Bay.

Date	Stn	Depth (m)	N1	N2	N3	N4-6	C1	C2	C3	C4	C5	C6 ♀	♂	Egg sac
Oct. 17 1977	M	0	20	20	42	255	2	2	0	0	2	2	0	4
		5	480	520	660	1400	215	18	16	14	12	68	0	98
		10	50	97	67	165	60	30	18	8	14	34	0	38
		15	68	96	58	156	40	12	6	4	14	14	2	22
		20	100	135	85	160	30	16	6	2	4	12	0	14
	W1	0	26	290	270	1050	72	14	4	6	12	30	2	30
		5	200	400	360	900	94	22	12	12	24	94	4	132
		10	210	280	200	330	38	34	22	42	50	42	12	66
		15	80	170	135	185	40	20	10	18	22	14	4	12
		0	175	125	90	680	32	8	2	2	4	16	0	22
	W2	5	980	1140	980	1660	150	125	84	60	130	310	18	350
		10	280	330	300	1000	76	26	26	52	70	100	10	157
		0	920	880	760	2020	90	66	36	60	88	70	16	88
	W3	5	500	780	660	480	97	97	130	145	250	280	34	350
		0	560	1000	900	2500	100	20	4	4	4	6	0	12
		5	185	120	42	78	22	28	8	14	20	92	0	59
	E1	10	680	860	880	3220	155	28	8	4	2	16	0	26
		15	90	117	27	210	14	12	16	32	34	38	8	60
		0	1160	1280	620	780	90	28	6	6	6	14	0	12
		5	400	430	240	430	48	16	16	28	40	140	2	220
		10	170	110	52	52	16	12	10	36	56	115	4	165
	E3	0	1400	1740	780	1320	210	80	24	24	20	44	4	30
		5	820	860	480	390	110	86	42	46	48	100	30	134
Nov. 18	M	0	360	700	420	1080	16	0	0	0	0	0	0	0
		5	175	135	125	200	38	30	30	32	34	60	10	86
		10	77	77	67	103	20	8	12	14	20	72	0	106
		15	70	90	60	73	12	4	4	10	14	68	14	114
		20	60	26	26	36	18	6	2	2	4	2	2	6
	W1	0	1270	430	500	500	22	12	6	4	0	0	0	0
		5	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
		10	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
		15	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
		0	2000	2450	1950	4100	96	42	18	10	10	4	0	8
	W2	5	98	1040	680	1520	70	32	8	26	34	52	6	86
		10	430	350	280	440	18	14	14	8	6	34	8	48
		0	2280	1780	1260	1480	50	12	8	2	0	0	0	0
	W3	5	620	780	620	700	85	55	40	45	65	200	25	320
		0	590	300	150	390	18	0	4	2	2	0	0	0
		5	260	280	180	270	8	10	4	16	30	70	6	104
	E1	10	110	75	75	85	20	0	4	8	8	70	10	106
		15	145	250	235	135	40	14	8	8	4	22	6	40
		0	10500	6200	4800	4200	104	24	20	12	6	0	0	0
		5	1360	640	460	520	14	16	8	16	30	98	8	178
		10	145	90	65	55	4	12	12	8	14	34	18	54
	E3	0	2140	1040	840	1020	44	34	30	28	20	58	6	98
		5	255	130	75	170	12	4	6	26	44	195	14	240
Dec. 15	M	0	12	30	62	150	2	2	0	0	0	0	0	0
		5	120	410	460	750	64	36	24	14	16	4	0	8
		10	40	220	250	550	50	18	20	14	24	12	0	14
		15	40	125	180	375	52	18	18	2	28	10	0	18
		20	4	32	30	174	16	2	6	4	4	4	4	14
	W1	0	210	230	210	350	26	10	14	22	18	4	0	2
		5	80	175	155	370	32	26	40	40	44	10	2	6
		10	115	185	155	370	42	10	32	30	26	8	2	12
		15	170	215	110	100	12	8	20	20	22	14	6	22
		0	240	650	300	460	20	8	14	14	12	4	0	4
	W2	5	420	660	380	480	30	83	63	53	60	43	2	60
		10	160	200	180	80	14	8	18	30	56	74	8	112
		0	840	1420	880	880	48	44	46	52	48	64	8	124
	W3	5	270	330	180	80	0	24	28	50	70	104	28	148
		0	300	340	280	140	4	2	2	0	4	0	0	0
		5	145	190	100	170	10	18	8	18	14	0	0	0
	E1	10	100	67	40	37	6	6	4	14	10	30	2	36
		15	60	44	28	38	8	4	4	8	22	170	50	295
		0	14	2	2	0	0	0	0	0	2	0	0	0
		5	44	8	2	0	0	0	0	12	34	14	4	20
		10	80	52	20	18	0	2	2	6	28	122	24	184
	E3	0	62	52	14	2	0	0	0	4	12	16	12	20
		5	22	14	4	6	0	0	0	8	6	16	8	34

Table 2. *Oithona davisae*. Continued.

Date	Stn	Depth (m)	N1	N2	N3	N4-6	C1	C2	C3	C4	C5	C6 ♀	♂	Egg	sac
Jan. 18 1978	M	0	0	0	10	54	2	0	0	0	2	0	0	0	0
		5	8	30	36	102	10	4	0	4	2	2	0	4	4
		10	85	105	105	165	36	10	4	8	14	8	6	8	8
		15	120	145	90	220	42	18	4	10	4	12	2	28	28
		20	37	50	50	150	26	4	2	4	2	8	0	4	4
	W1	0	2	2	0	4	0	0	0	0	0	2	0	2	2
		5	12	12	16	96	4	12	8	10	14	10	0	16	16
		10	58	54	70	175	42	28	16	18	8	14	2	34	34
	W2	15	70	140	130	210	66	30	18	18	20	42	6	50	50
		0	10	8	14	180	0	4	2	2	0	0	0	0	0
		5	16	32	24	240	12	14	10	16	12	4	0	8	8
	W3	10	60	115	90	240	66	30	20	24	64	46	10	92	92
		0	70	50	45	250	56	74	40	38	46	26	8	38	38
		5	12	14	4	42	0	0	0	4	6	2	4	4	4
	E1	0	4	4	8	66	2	8	2	0	2	2	0	4	4
		5	115	85	165	280	70	64	16	20	22	52	10	86	86
		10	100	140	130	270	74	24	20	14	16	28	8	38	38
	E2	15	310	470	340	520	174	76	32	8	18	38	32	48	48
		0	8	8	20	108	0	4	2	0	0	0	0	0	0
		5	36	44	72	128	18	30	26	24	14	8	4	18	18
	E3	10	355	415	135	90	166	112	22	32	20	40	16	68	68
		0	2	0	2	8	0	4	0	0	0	0	0	0	0
		5	34	36	20	22	12	14	2	4	8	20	0	36	36
Feb. 13	M	0	0	2	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	30	56	62	142	8	4	4	2	2	0	0	0	0
		10	14	28	48	134	10	4	8	6	30	6	6	8	8
		15	35	35	75	245	38	30	16	16	38	30	10	32	32
		20	16	62	76	162	26	24	14	22	14	22	2	28	28
	W1	0	2	2	2	90	10	0	2	0	0	0	0	0	0
		5	18	26	54	370	36	48	38	20	16	8	0	4	4
		10	95	160	120	320	52	32	40	20	32	28	12	14	14
	W2	15	150	135	130	205	48	24	22	42	62	56	12	66	66
		0	2	2	12	88	6	4	2	0	0	0	0	0	0
		5	50	85	115	535	58	18	22	30	14	14	2	24	24
	W3	10	70	60	70	305	28	24	12	22	50	12	6	16	16
		0	2	2	0	8	0	0	2	0	0	0	0	0	0
		5	50	65	110	500	115	110	50	70	105	60	18	75	75
	E1	0	0	10	50	365	24	12	8	10	6	2	0	4	4
		5	60	75	102	530	58	48	48	32	30	16	0	14	14
		10	80	95	90	260	66	44	20	54	36	14	2	16	16
	E2	15	38	32	48	138	52	26	32	26	82	38	16	24	24
		0	0	0	2	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	50	40	300	1180	90	95	125	85	110	35	10	45	45
	E3	10	100	80	125	355	140	75	95	100	115	85	20	90	90
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	25	50	140	475	44	38	36	30	24	14	0	14	14
Mar. 16	M	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	4	12	2	16	0	0	0	0	2	0	0	0	0
		10	4	6	4	14	4	4	4	6	6	12	2	16	16
		15	4	18	24	52	6	8	10	8	6	2	2	2	2
		20	10	30	26	80	0	0	0	0	0	0	0	12	12
	W1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	4	4
		5	20	12	16	84	18	22	20	20	16	8	0	12	12
		10	44	54	62	210	40	74	96	122	52	40	2	68	68
	W2	15	40	38	54	150	26	34	60	42	34	14	10	18	18
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	68	24	30	130	26	52	44	60	58	16	6	18	18
	W3	10	97	167	110	193	20	63	153	150	50	18	4	28	28
		0	14	8	0	6	0	2	0	2	0	0	0	0	0
		5	820	560	90	90	65	100	290	490	340	250	70	280	280
	E1	0	2	0	0	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0
		5	33	37	43	140	42	26	64	88	68	22	6	18	18
		10	115	100	60	70	26	20	40	96	80	100	14	84	84
	E2	15	95	135	25	105	38	26	30	22	40	100	12	114	114
		0	0	0	0	6	0	0	0	4	0	2	0	4	4
		5	300	250	120	280	60	170	180	185	105	115	32	135	135
	E3	10	210	560	180	210	22	52	30	60	67	147	22	103	103
		0	0	0	2	4	0	0	0	0	0	2	0	0	0
		5	640	780	360	560	75	155	270	205	115	90	6	90	90

Table 2. *Olithona davisae*. Continued.

Date	Stn	Depth (m)	N1	N2	N3	N4-6	C1	C2	C3	C4	C5	C6 ♀	C6 ♂	Egg sac
Apr. 17 1978	M	0	6	0	4	74	2	2	0	4	0	2	0	4
		5	63	60	110	180	8	18	8	12	18	44	8	80
		10	150	270	140	250	18	10	4	14	30	88	8	134
		15	200	200	110	110	14	2	4	4	6	38	8	58
	W1	20	52	54	38	22	4	0	2	0	4	12	0	24
		0	185	100	110	300	30	16	18	14	6	38	18	56
		5	320	230	330	410	24	20	36	24	26	185	24	245
		10	500	530	290	280	28	10	8	20	22	110	14	205
	W2	15	1200	940	980	400	48	14	14	14	10	175	28	210
		0	22	8	20	140	14	40	50	38	56	167	16	280
	W3	5	46	20	40	146	18	18	34	26	74	285	42	510
		10	1340	980	360	300	18	18	2	22	28	213	38	327
	E1	0	16	8	6	16	2	8	8	38	74	120	18	188
		5	38	18	6	6	0	8	6	20	42	197	18	290
	E2	0	860	460	460	1040	48	58	30	52	78	230	24	420
		5	430	270	310	290	30	30	18	18	30	290	30	590
		10	520	280	170	170	8	8	6	6	18	104	12	160
		15	140	117	83	47	4	0	6	2	8	68	8	92
	E3	0	960	1020	860	1380	102	66	40	44	60	72	16	126
		5	620	640	600	500	32	28	26	32	60	390	58	740
		10	230	270	210	220	8	8	6	18	24	84	12	122
		0	130	90	190	370	48	34	36	62	54	160	14	247
		5	240	340	120	120	12	12	14	26	48	300	28	350
May 24	M	0	630	410	270	280	98	44	30	12	22	32	4	40
		5	680	420	260	460	98	78	32	22	16	24	8	40
		10	720	600	140	260	86	38	18	6	12	14	4	20
		15	400	210	140	150	54	12	8	8	18	6	4	14
	W1	20	24	30	10	40	4	0	0	0	0	4	4	8
		0	640	260	115	180	50	16	8	12	26	44	26	94
		5	620	340	130	200	88	22	22	20	36	110	38	170
		10	290	270	200	140	18	10	6	14	12	115	28	200
	W2	15	48	48	64	32	2	4	6	6	6	18	10	24
		0	1200	920	580	780	130	66	36	24	22	58	28	62
		5	820	920	640	760	98	74	46	42	56	102	58	158
		10	390	290	220	150	28	18	16	22	18	96	30	174
	W3	0	1900	960	700	740	173	117	38	50	90	157	40	320
		5	720	560	480	920	46	44	30	54	250	420	46	610
	E1	0	660	560	500	740	156	90	24	26	14	24	4	28
		5	1220	1240	600	780	106	56	34	32	28	80	40	82
	E2	10	165	225	120	125	38	22	10	10	18	110	36	217
		15	6	18	8	10	8	2	0	0	2	28	10	34
		0	780	700	380	2580	510	320	157	42	108	120	52	157
		5	1780	1820	960	2480	440	300	160	125	140	170	95	225
	E3	10	340	300	250	570	92	42	36	38	42	300	52	460
		0	1040	940	880	2420	760	290	138	58	84	114	48	158
		5	900	1240	1080	1220	250	240	130	205	210	440	170	640
Jun. 13	M	0	270	130	160	1220	540	330	145	140	125	40	6	46
		5	145	195	125	230	110	72	24	26	32	42	12	64
		10	10	14	8	26	8	2	4	4	14	4	8	4
		15	6	24	12	48	22	8	4	4	0	6	2	8
	W1	20	18	16	12	32	18	8	0	6	4	0	6	0
		0	8	20	20	720	220	200	160	105	235	46	8	74
		5	1800	1300	1080	2220	320	310	195	205	250	350	125	520
		10	1020	780	300	1160	140	120	80	130	195	470	110	660
	W2	15	760	160	160	200	50	70	42	64	90	130	32	175
		0	20	20	80	1120	420	350	300	340	630	195	10	195
		5	600	900	320	1500	470	245	205	200	500	300	140	480
		10	1080	1460	700	1440	500	320	280	160	250	230	78	350
	W3	0	98	24	20	132	22	26	42	54	70	30	4	48
		5	800	160	130	390	54	38	116	290	520	500	92	710
	E1	0	520	1380	2120	14900	2700	1700	1100	1820	3300	480	50	700
		5	2160	2660	2200	3520	310	170	150	280	500	390	160	670
	E2	10	760	760	480	1280	280	135	120	180	330	480	74	680
		15	100	185	150	290	56	30	26	60	76	78	24	146
		0	940	680	720	2940	470	640	300	610	680	470	70	700
		5	1920	2140	760	1580	310	280	250	450	570	690	180	1080
	E3	10	355	105	110	95	24	12	4	32	50	288	28	402
		0	340	320	400	2320	1600	1240	1120	2200	2720	460	60	580
		5	1600	1040	520	1440	340	360	340	530	570	540	125	830

Table 2. *Oithona davisae*. Continued.

Date	Stn	Depth (m)	N1	N2	N3	N4-6	C1	C2	C3	C4	C5	C6 ♀	C7 ♂	Egg	sac	
Jul. 20 1978	M	0	70	230	340	1360	130	165	62	32	30	12	0	16		
		5	110	210	210	300	46	34	24	10	16	6	6	4		
		10	260	160	220	300	72	80	44	38	18	10	10		20	
		15	480	410	490	1240	300	155	100	48	6	8	2		0	
		20	760	1200	1040	1560	390	320	180	60	34	26	12		28	
	W1	0	700	200	180	310	76	34	8	4	8	14	4		2	
		5	1020	720	540	1140	208	88	28	26	8	38	14		28	
		10	4500	3850	2350	3100	680	500	240	155	135	420	54		580	
		15	1220	1480	960	2260	570	370	340	480	240	270	56		340	
		20	860	460	220	620	330	180	60	26	18	28	2		28	
	W2	5	1460	320	280	960	260	195	60	44	40	88	6		118	
		10	2440	1600	1200	1800	470	390	340	200	220	360	100		430	
		15	1740	660	320	700	320	320	230	145	125	230	24		450	
	W3	0	2180	1000	360	1400	840	860	500	440	200	270	28		420	
		5	86	290	140	740	285	200	40	32	12	26	2		10	
		10	1780	440	460	1280	430	370	147	80	52	86	12		72	
	E1	15	2800	1800	1520	2760	420	340	165	120	100	330	34		440	
		20	4520	3760	2760	3920	680	500	300	260	290	680	48		980	
		5	3160	1840	840	3400	1060	860	280	120	95	480	24		570	
	E2	10	4120	5640	2120	5320	1680	1000	500	140	80	740	24		1040	
		15	4800	3960	2480	4240	820	460	225	175	195	540	68		690	
		20	1280	720	720	2200	1460	1160	520	210	200	820	28		1320	
	E3	5	4880	2920	1640	3240	1400	900	640	310	220	680	72		1020	
Aug. 22	M	0	38	8	10	26	6	0	0	0	0	0	0	0		
		5	50	70	70	210	72	38	6	6	2	16	6		32	
		10	44	26	12	72	24	26	12	8	10	28	4		24	
		15	390	270	100	105	8	12	6	6	2	4	0		10	
		20	84	78	80	68	10	10	8	2	0	4	0		0	
	W1	0	220	210	130	85	2	16	4	4	12	58	8		98	
		5	310	220	115	85	2	105	30	40	80	255	28		355	
		10	180	110	28	52	0	54	80	82	155	155	34		180	
		15	100	48	16	26	0	26	28	40	38	14	16		52	
		20	700	580	400	155	2	16	0	0	14	84	0		100	
	W2	5	660	640	165	96	2	110	80	67	150	225	32		380	
		10	310	200	130	38	2	107	110	107	160	165	73		280	
		15	3000	2000	800	260	8	22	12	16	83	190	18		290	
		20	470	470	230	58	4	70	77	87	260	230	60		340	
		5	920	820	400	320	44	113	8	6	24	115	6		180	
	W3	10	470	300	210	210	20	160	75	70	230	340	36		450	
		15	240	140	100	110	18	225	170	180	330	610	70		830	
		20	120	48	24	34	2	26	36	16	32	40	12		50	
		5	500	620	480	560	8	60	24	24	66	48	2		50	
		10	480	250	150	145	20	230	120	320	390	370	93		520	
	E1	15	250	56	22	32	2	93	80	310	240	330	110		300	
		20	660	1800	1680	1120	20	16	10	6	40	102	10		142	
		5	780	820	240	200	56	220	200	420	560	780	105		1340	
Sep. 19	M	0	380	580	720	1540	120	38	20	14	12	28	2		38	
		5	680	700	940	980	160	170	123	80	115	215	38		345	
		10	440	340	400	440	72	92	62	80	110	165	34		220	
		15	74	50	44	46	10	22	14	10	16	28	4		40	
		20	46	14	8	30	6	0	6	4	2	4	6		20	
	W1	0	430	460	600	790	145	56	28	10	10	18	6		34	
		5	480	280	210	240	34	36	24	26	38	74	22		114	
		10	200	43	67	70	12	10	10	12	26	78	28		112	
		15	44	28	14	18	18	2	0	8	12	6	6		16	
		20	500	680	1240	1420	155	68	30	16	32	72	18		110	
	W2	5	620	540	520	320	54	48	48	36	56	165	32		300	
		10	520	280	240	310	34	50	30	32	63	90	22		170	
		15	1400	2120	1720	1720	180	90	50	18	22	38	16		56	
		20	1280	860	400	400	125	110	115	165	140	280	120		370	
		5	880	1520	1600	2760	300	113	62	34	10	40	8		64	
	E1	10	690	480	240	210	74	44	28	32	83	145	42		290	
		15	147	110	50	73	20	24	12	14	28	46	12		54	
		20	100	62	36	36	10	4	12	12	8	44	10		72	
		5	3040	8000	7870	13920	2000	1120	500	320	240	210	80		310	
		10	2520	3960	3960	6000	1120	490	390	300	125	250	105		440	
	E2	15	540	680	540	1000	125	52	54	28	36	100	32		150	
		20	6400	13200	15000	28800	3400	1720	1120	520	290	200	190		255	
		5	2840	1680	1120	1760	290	155	155	230	80	350	97		720	

Table 2. *Oithona davisae*. Continued.

Date	Stn	Depth (m)	N1	N2	N3	N4-6	C1	C2	C3	C4	C5	C6 ♀	♂	Egg sac
Oct. 25 1978	M	0	220	220	200	340	50	24	14	4	4	10	0	18
		5	320	400	280	610	115	100	40	40	24	120	8	150
		10	440	700	360	620	340	220	90	48	34	140	6	225
		15	210	360	280	450	155	130	70	18	22	38	10	50
		20	155	175	100	220	86	54	28	18	12	24	6	42
	W1	0	120	90	100	270	32	18	8	2	0	2	0	2
		5	150	165	140	340	88	64	32	24	18	60	4	90
		10	145	165	130	295	78	62	34	38	18	80	8	124
		15	140	85	200	180	88	58	16	10	12	24	12	34
		20	270	290	290	430	78	56	24	20	14	34	6	48
	W2	5	430	250	175	390	145	100	105	78	56	155	36	275
		10	570	510	290	370	190	225	106	72	54	330	12	430
	W3	0	420	210	261	400	76	68	68	72	40	62	44	1638
		5	500	520	380	480	170	220	270	135	170	170	58	255
	E1	0	980	800	420	540	78	70	48	14	18	70	8	118
		5	1380	1380	560	520	220	200	115	60	64	285	30	465
		10	270	380	170	240	130	97	73	38	30	70	18	114
	E2	15	390	240	170	400	190	165	42	38	22	54	12	88
		0	510	290	135	130	14	28	30	12	20	16	2	32
		5	850	490	125	185	130	140	115	100	105	245	28	405
	E3	10	1080	320	160	240	185	125	135	80	66	130	24	180
		0	1980	660	370	290	62	42	38	40	10	40	8	50
		5	3080	700	115	170	135	215	195	210	150	290	64	510
Nov. 21	M	0	320	280	140	210	2	2	0	0	0	2	0	0
		5	300	170	115	95	2	0	0	0	2	8	6	8
		10	190	108	56	30	4	0	0	0	0	52	12	84
		15	390	270	100	105	8	4	6	4	8	120	26	180
		20	84	78	80	68	10	0	2	2	2	16	2	44
	W1	0	220	210	130	85	2	2	0	0	0	8	2	8
		5	310	220	115	85	2	0	0	0	0	24	2	38
		10	180	110	28	52	0	2	0	2	0	34	6	70
		15	100	48	18	26	0	0	2	2	0	30	20	48
		20	700	580	400	155	2	4	4	4	0	28	10	32
	W2	5	660	640	165	98	2	0	12	4	4	52	22	82
		10	310	200	130	38	2	0	2	0	4	52	20	102
	W3	0	3000	2000	800	260	8	12	10	14	10	170	54	295
		5	470	470	230	58	4	0	4	2	4	135	42	230
	E1	0	920	820	400	320	44	18	16	6	4	10	2	14
		5	470	300	210	210	20	10	6	6	10	20	4	28
		10	240	140	100	110	18	2	0	4	4	56	12	120
	E2	15	120	48	24	34	2	0	2	4	2	28	4	50
		0	500	620	480	560	8	0	0	0	2	2	0	2
		5	480	250	150	145	20	12	8	12	18	88	30	118
	E3	10	250	56	22	32	2	4	6	0	6	40	20	72
		0	660	1800	1680	1120	20	20	2	14	4	2	2	2
		5	780	820	240	200	56	56	48	32	24	36	30	80
Dec. 12	M	0	14	8	12	24	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	110	170	250	470	60	16	18	14	18	18	6	20
		10	105	115	95	145	44	24	10	18	24	4	8	12
		15	56	92	62	130	64	22	20	12	18	14	0	6
		20	38	72	115	350	68	30	26	12	12	18	4	16
	W1	0	2	0	2	16	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	95	110	165	440	44	26	18	18	28	18	0	30
		10	120	95	155	235	54	18	34	28	28	36	14	54
		15	260	220	155	330	48	18	14	12	8	18	16	28
		20	190	220	350	990	42	32	28	24	46	10	8	22
	W2	5	560	540	440	1200	88	76	80	86	130	110	20	155
		10	220	240	190	740	68	42	56	72	80	74	24	106
	W3	0	520	240	220	420	40	40	44	42	50	36	6	52
		5	410	290	330	370	48	72	48	78	125	225	38	315
	E1	0	38	90	560	1700	24	8	0	2	0	0	0	0
		5	270	190	290	470	54	34	28	36	70	54	4	88
		10	155	280	100	300	42	22	30	28	50	40	14	58
	E2	15	300	200	140	250	68	38	38	40	42	52	24	72
		0	180	280	490	800	6	2	4	0	4	0	0	0
		5	500	390	170	230	34	24	50	46	90	87	40	187
	E3	10	480	240	73	77	40	28	16	10	48	28	18	46
		0	840	940	800	880	78	60	50	64	52	10	2	8
		5	740	620	330	380	93	100	105	135	125	155	30	195

Table 3. *Paracalanus crassirostris*. Abundance of each developmental stage per 10-l seawater taken with a Van Dorn water bottle in Maizuru Bay.

Date	Stn	Depth (m)	Egg	N1	N2	N3	N4	N5	N6	C1	C2	C3	C4 ♀	C4 ♂	C5 ♀	C5 ♂	C6 ♀	C6 ♂
Oct. 17 1977	M	0	34	8	10	6	12	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	8	8	4	20	40	16	12	20	8	0	0	0	0	0	0	0
		10	8	12	4	26	26	28	6	32	16	8	0	0	2	0	2	0
		15	4	6	4	22	34	24	12	52	28	18	0	8	2	0	6	2
		20	26	24	28	20	30	4	14	40	30	10	4	6	8	2	6	0
	W1	0	40	78	84	58	54	56	16	18	4	2	0	0	0	2	14	0
		5	54	44	44	62	38	48	20	14	2	2	2	0	0	0	2	0
		10	14	14	24	100	83	28	26	34	6	4	0	2	4	0	0	0
		15	26	14	20	38	26	12	24	38	12	6	4	0	2	0	6	0
		5	0	140	70	64	83	87	12	8	4	6	2	4	6	0	38	0
	W2	0	105	70	80	125	110	80	26	58	14	16	6	8	0	8	16	4
		10	52	58	48	87	80	50	40	32	16	18	6	6	8	2	8	2
		5	210	73	73	77	140	125	42	44	68	66	66	30	60	40	68	10
		5	125	75	110	150	170	115	145	180	42	40	14	12	4	14	32	4
		0	28	4	14	78	42	38	8	4	4	6	0	6	0	0	24	0
	E1	5	2	8	34	58	34	38	20	40	18	4	0	0	0	2	0	0
		10	8	4	14	50	32	54	4	6	4	8	0	2	2	2	18	0
		15	24	28	34	38	40	14	12	20	16	6	0	0	2	0	2	0
		0	114	145	165	200	135	77	8	6	2	4	2	6	0	2	18	0
		5	24	42	38	210	185	100	20	68	14	16	2	2	2	4	4	0
	E2	10	12	32	58	66	46	12	22	44	48	18	2	2	2	6	2	0
		0	640	110	150	350	380	180	52	84	38	28	20	20	22	30	112	2
		5	240	54	135	380	460	240	102	230	68	34	18	6	4	10	58	4
Nov. 18	M	0	0	0	0	18	12	28	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	70	40	27	117	60	93	0	28	12	2	2	0	2	0	4	0
		10	87	10	30	42	22	44	0	34	8	8	0	0	2	4	8	0
		15	97	18	22	38	12	14	10	30	12	8	0	0	0	2	34	0
		20	133	4	14	16	0	4	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0
	W1	0	0	0	0	14	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	16	10	4	96	42	26	2	48	18	8	2	2	0	6	18	0
		10	44	26	12	70	26	24	10	32	18	6	4	6	2	4	20	2
		15	90	30	80	78	26	8	10	34	26	16	10	6	6	12	42	8
		0	0	0	0	70	16	42	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
	W2	5	14	0	0	70	24	58	0	30	10	16	2	4	2	10	32	0
		10	78	12	12	28	6	12	2	36	18	8	4	4	18	14	32	2
		5	4	0	0	2	4	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	4	0	4	78	100	104	14	58	64	36	4	4	6	22	52	6
		5	0	0	0	42	10	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	E1	5	54	18	10	148	46	32	2	50	20	10	2	2	2	2	18	0
		10	135	82	58	80	30	14	4	34	26	12	4	6	4	8	42	2
		15	300	36	82	40	8	2	8	34	50	22	14	10	20	20	56	12
		0	0	0	0	1560	520	720	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	48	34	0	490	230	140	6	24	10	4	2	0	8	8	40	0
	E2	10	90	36	50	28	12	8	16	36	84	66	28	10	20	14	98	20
		0	6	0	0	1000	420	410	0	2	2	0	2	0	2	2	8	0
		5	400	155	145	185	80	90	80	47	50	23	20	7	43	40	170	40
Dec. 15	M	0	20	8	4	2	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	18	7	3	3	90	173	60	46	0	0	0	0	0	0	0	0
		10	12	0	2	10	34	108	100	48	26	2	0	2	0	2	2	0
		15	24	0	2	2	18	64	92	32	6	6	0	0	0	0	4	0
		20	18	2	2	0	0	4	38	24	4	6	0	0	0	0	4	0
	W1	0	22	4	8	22	2	26	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0
		5	18	0	8	16	14	30	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0
		10	24	2	6	10	16	30	0	6	2	0	0	0	0	0	0	0
		15	42	6	6	2	2	12	6	66	101	10	0	0	0	0	2	0
		0	56	6	6	24	62	90	2	10	0	2	0	0	0	2	12	0
	W2	5	48	6	2	63	57	180	0	58	18	6	0	0	0	2	0	0
		10	42	4	12	16	30	42	6	76	18	4	0	0	0	0	8	2
		0	80	6	0	120	185	185	2	8	44	20	12	8	4	12	60	2
		5	14	15	15	130	85	180	90	260	260	60	10	6	6	4	14	0
		0	64	4	2	8	12	8	0	0	0	2	0	0	0	4	2	0
	E1	5	38	10	4	8	0	28	0	0	0	2	0	2	0	0	2	0
		10	18	10	6	6	6	18	8	46	8	0	0	0	0	2	6	0
		15	56	10	10	2	4	8	155	34	22	6	0	6	2	2	0	0
		0	42	0	0	2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
		5	34	0	0	4	2	0	4	2	2	2	0	0	0	2	4	0
	E2	10	14	4	0	0	2	20	54	88	42	4	2	2	0	2	26	0
		0	42	0	2	4	12	16	4	4	8	12	8	2	0	0	2	0
		5	26	4	2	0	12	8	24	8	10	20	16	0	0	0	8	2

Table 3. *Paracalanus crassirostris*. Continued.

Date	Stn	Depth (m)	Egg	N1	N2	N3	N4	N5	N6	C1	C2	C3	C4 ♀	♂	C5 ♀	♂	C6 ♀	♂
Aug. 22 1978	M	0	64	160	300	42	44	22	4	2	0	0	0	0	0	2	2	0
		5	22	78	288	76	54	54	10	6	4	2	0	4	4	8	170	2
		10	8	48	350	125	52	20	20	34	24	12	4	10	6	16	56	6
		15	14	26	86	88	62	36	18	16	26	6	2	2	4	2	44	0
		20	8	14	485	185	165	44	96	42	26	8	8	0	4	12	26	10
	W1	0	90	66	126	22	66	56	10	6	10	4	10	4	8	2	42	8
		5	28	150	540	140	235	140	48	86	38	30	42	28	52	52	280	12
		10	28	30	180	160	195	160	22	76	42	20	12	6	8	8	46	20
		15	8	10	88	40	110	38	24	30	12	14	6	2	16	6	14	10
	W2	0	210	18	40	42	126	60	2	10	14	10	6	6	14	30	108	2
		5	32	30	340	210	220	200	36	134	70	70	38	28	40	52	148	28
		10	12	18	165	150	155	225	62	167	70	30	10	20	18	10	36	38
	W3	0	320	8	24	14	100	103	16	30	78	42	30	20	36	68	130	8
		5	105	38	104	34	140	170	52	122	86	40	38	26	28	36	108	18
	E1	0	165	22	80	400	780	800	30	170	64	32	12	28	12	20	70	0
		5	4	70	410	400	330	290	90	310	130	240	95	70	170	125	310	30
		10	8	24	110	200	260	230	30	190	150	155	95	95	95	115	340	77
	E2	15	12	8	80	78	54	28	24	34	14	18	4	18	12	8	18	30
		0	390	14	0	880	1340	1440	4	200	255	115	46	50	18	68	270	2
		5	125	20	270	840	680	500	24	155	140	120	73	77	87	70	430	32
	E3	10	125	10	205	115	28	6	6	18	50	80	97	57	130	43	510	490
		0	160	24	12	510	780	880	12	112	82	82	18	24	26	28	78	2
		5	115	43	320	430	290	220	115	135	150	165	70	57	87	70	370	38
Sep. 19	M	0	210	73	90	165	205	83	40	46	22	42	10	14	10	34	88	4
		5	60	50	46	32	54	44	34	180	210	120	40	70	46	168	120	38
		10	40	54	56	46	34	18	12	70	80	62	30	46	40	86	90	24
		15	30	14	48	28	10	6	0	22	16	12	6	8	16	10	14	6
		20	6	12	26	24	8	6	0	4	12	6	0	6	8	6	16	2
	W1	0	170	100	150	175	240	720	34	44	24	28	18	6	38	84	106	6
		5	73	44	46	130	73	20	12	30	90	77	100	50	97	70	120	50
		10	24	8	58	32	8	4	2	10	14	26	32	16	50	20	52	30
		15	18	14	46	6	6	0	2	4	12	22	38	18	62	36	66	14
	W2	0	520	48	165	155	86	38	12	60	46	70	50	20	86	108	205	26
		5	82	28	84	58	42	8	8	70	137	97	70	93	80	107	83	22
		10	76	26	68	46	30	8	2	22	66	68	82	44	80	84	82	36
	W3	0	195	14	44	46	147	54	26	135	115	135	115	65	140	250	240	28
		5	115	28	117	87	87	16	22	50	90	83	77	50	130	155	150	100
	E1	0	220	50	135	390	260	123	66	165	110	73	54	42	70	82	123	18
		5	18	10	145	90	18	8	22	100	103	90	80	60	103	127	110	32
		10	18	18	46	38	16	4	2	22	26	22	46	20	34	28	44	36
	E2	15	10	8	26	16	6	0	4	10	16	16	18	4	36	18	12	22
		0	130	24	30	560	480	320	42	420	60	80	64	50	110	250	310	42
		5	90	30	48	310	270	100	46	155	78	86	87	73	155	155	150	34
	E3	10	26	12	93	80	38	4	2	24	12	24	64	18	117	77	100	92
		0	62	22	36	420	740	640	70	440	70	73	67	63	185	315	480	50
		5	73	38	160	130	130	48	97	230	77	47	103	53	110	160	170	110
Oct. 25	M	0	140	160	30	94	54	34	8	16	4	6	8	2	2	26	60	4
		5	62	230	54	230	135	150	72	60	14	16	0	6	8	30	115	6
		10	38	115	50	240	210	200	240	460	60	8	2	12	12	28	108	4
		15	36	18	10	58	94	20	180	92	52	18	12	12	4	4	46	2
		20	52	34	24	56	50	32	125	52	16	0	0	14	2	12	18	0
	W1	0	210	205	50	130	26	42	6	0	0	0	2	8	0	14	82	4
		5	130	300	115	250	60	52	26	48	8	2	0	10	2	16	72	0
		10	58	115	100	180	46	44	26	62	20	8	6	10	14	14	72	0
		15	105	44	44	24	10	4	14	32	16	8	10	6	6	8	36	2
	W2	0	260	175	72	230	66	100	10	20	16	18	14	22	40	90	230	6
		5	150	190	88	360	200	220	16	280	44	38	16	38	32	102	190	20
		10	115	115	105	125	68	46	52	148	72	42	30	42	72	70	150	12
	W3	0	190	36	16	68	76	70	24	68	122	180	58	58	54	46	122	54
		5	125	22	16	105	145	83	50	240	240	165	165	105	195	110	240	120
		0	105	185	100	270	220	185	46	20	10	8	8	12	10	28	86	2
	E1	5	78	175	100	200	200	120	54	186	80	40	16	24	28	52	160	8
		10	34	70	80	220	155	72	50	195	190	72	30	48	28	58	132	14
		15	70	44	70	80	40	18	22	74	68	48	26	26	20	20	72	16
	E2	0	66	44	34	180	120	50	8	2	4	2	2	2	0	12	16	0
		5	100	46	72	120	68	38	58	240	205	125	48	72	36	90	100	12
		10	30	30	52	210	115	32	18	130	180	135	42	58	32	74	58	10
	E3	0	550	56	56	180	270	290	34	56	126	86	18	38	8	50	88	16
		5	135	24	50	140	140	125	135	260	440	360	140	120	90	140	165	90

Table 3. *Paracalanus crassirostris*. Continued.

Date	Stn	Depth (m)	Egg	N1	N2	N3	N4	N5	N6	C1	C2	C3	C4 ♀	♂	C5 ♀	♂	C6 ♀	♂
Nov. 21 1978	M	0	110	22	8	38	14	20	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
		5	52	20	14	72	34	22	4	0	0	0	0	0	0	0	14	0
		10	110	12	22	82	32	26	24	14	0	4	2	0	0	2	28	2
		15	165	12	10	56	40	14	42	12	8	2	4	4	2	2	82	8
		20	120	14	10	28	4	4	36	14	6	2	2	0	4	0	58	18
	W1	0	120	28	12	36	22	12	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
		5	160	28	40	32	20	10	0	0	0	0	0	0	0	0	18	0
		10	84	20	38	175	74	32	0	6	0	0	0	0	0	2	22	0
		15	140	36	46	50	16	2	10	4	0	2	0	0	2	4	44	12
	W2	0	310	62	38	110	54	30	0	0	0	0	0	0	0	0	38	0
		5	320	52	26	92	50	40	4	0	0	0	0	0	0	0	14	2
		10	145	48	28	310	66	34	8	6	0	0	0	0	0	0	20	4
	W3	0	1100	220	260	200	84	56	4	0	0	0	0	0	2	18	310	16
		5	600	320	230	110	54	34	28	2	0	0	0	0	0	2	225	10
	E1	0	72	12	6	44	8	12	0	0	2	0	0	0	0	2	44	0
		5	230	16	12	54	34	16	10	2	0	2	0	0	0	2	30	2
		10	80	12	8	74	26	10	6	4	0	2	0	2	2	2	46	6
		15	115	26	26	40	10	6	2	0	2	6	4	2	4	6	134	26
	E2	0	270	2	6	14	14	6	2	2	0	0	4	2	0	0	28	0
		5	100	20	2	30	20	16	4	12	8	2	8	0	10	20	120	4
		10	220	6	0	68	26	4	0	2	6	14	0	0	4	10	68	88
	E3	0	1160	10	6	12	10	30	0	4	0	2	2	4	10	2	148	4
		5	200	8	8	34	84	30	20	70	36	18	8	6	2	6	92	28
Dec. 12	M	0	26	0	12	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	44	4	10	20	18	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		10	36	4	12	10	14	6	10	2	6	0	0	2	0	0	0	0
		15	46	4	10	18	10	22	18	14	6	0	0	0	0	0	0	0
		20	52	4	12	12	10	18	10	20	0	2	0	0	2	0	4	0
	W1	0	48	2	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	66	8	2	14	6	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		10	68	2	18	30	18	2	6	2	2	2	0	0	0	0	4	0
		15	40	2	12	20	2	0	6	2	4	2	0	0	0	0	18	4
	W2	0	187	4	12	20	22	6	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
		5	70	6	12	30	10	4	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
		10	118	6	14	16	14	6	2	0	0	2	0	0	0	2	8	0
	W3	0	484	12	12	20	2	2	2	0	0	2	8	0	2	2	28	0
		5	440	18	20	54	30	12	2	6	18	24	14	4	14	10	175	34
	E1	0	14	4	10	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	24	6	18	66	90	34	0	0	4	0	0	0	0	0	2	0
		10	88	4	26	54	38	26	18	6	10	2	0	0	0	0	18	0
		15	138	16	44	16	10	14	38	28	16	10	0	0	0	2	18	0
	E2	0	8	0	0	16	12	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
		5	472	48	62	265	145	115	12	28	2	6	0	0	0	8	60	2
		10	344	40	80	165	54	30	34	42	42	24	8	0	2	6	82	28
	E3	0	200	6	14	280	140	110	2	0	0	0	0	0	2	0	22	0
		5	1160	48	60	520	340	250	74	34	8	8	6	6	2	10	150	6

Table 4. *Acartia omorii* and *A. hudsonica*. Abundance of each developmental stage per 10-l seawater taken with a Van Dorn water bottle in Maizuru Bay.

Date	Stn	Depth (m)	Egg	N1	N2	N3	N4	N5	N6	C1	C2	C3	C4 ♀	♂	C5 ♀	♂	C6 ♀	♂
Mar. 18 1978	M	0	20	0	2	2	2	0	2	0	2	4	2	2	6	0	0	6
		5	30	2	30	42	34	28	24	4	16	42	4	20	6	6	4	8
		10	30	2	76	74	50	52	66	34	42	48	28	34	12	24	6	6
		15	16	18	62	32	18	34	14	24	24	54	20	12	26	18	4	18
		20	30	18	10	0	6	2	2	4	4	8	0	4	4	6	2	4
	W1	0	30	0	8	4	8	6	12	2	0	0	0	2	2	0	0	0
		5	38	0	44	22	12	10	28	19	16	10	0	6	3	0	0	0
		10	14	10	32	16	0	10	6	5	14	4	0	1	2	1	0	0
		15	60	22	26	8	6	8	10	3	12	2	4	1	3	2	0	1
		0	56	0	2	0	2	8	14	0	0	2	0	2	0	0	2	0
	W2	5	66	2	12	26	4	8	10	10	18	20	8	12	2	10	0	0
		10	26	0	58	18	14	0	0	2	4	12	8	6	2	8	0	2
		0	110	14	14	0	8	12	60	6	8	14	8	22	38	20	24	24
		5	260	420	860	200	84	58	38	26	34	30	10	16	4	14	10	14
		0	80	0	18	22	10	18	28	6	32	84	100	65	65	55	52	30
	E1	5	112	2	48	16	12	8	10	18	42	54	18	20	8	14	6	4
		10	34	16	28	8	10	0	4	10	22	24	2	10	0	0	2	0
		15	44	36	18	2	4	0	0	2	10	12	4	4	2	4	0	0
		0	24	2	52	54	100	104	124	60	108	92	20	18	4	8	4	4
		5	40	0	68	28	20	28	30	48	72	78	34	40	22	32	2	28
	E2	10	50	4	16	14	14	12	26	34	62	84	20	44	12	22	12	26
		0	38	0	22	46	94	78	60	26	22	24	2	8	4	2	16	0
		5	54	85	205	60	30	16	14	26	16	18	2	4	4	0	0	2
	E3	0	38	0	22	46	94	78	60	26	22	24	2	8	4	2	16	0
		5	54	85	205	60	30	16	14	26	16	18	2	4	4	0	0	2
Apr. 17	M	0	42	4	10	10	22	76	88	12	14	30	6	8	0	2	0	4
		5	50	2	82	76	64	170	54	50	32	46	12	12	2	6	0	2
		10	46	6	103	83	64	56	22	20	16	18	12	10	4	4	4	20
		15	52	10	40	40	32	32	16	12	10	4	4	6	2	6	4	6
		20	46	12	28	4	4	14	10	2	6	8	2	4	6	4	6	10
	W1	0	8	0	88	44	68	116	96	32	18	14	4	4	4	6	0	2
		5	12	8	256	128	156	152	50	60	42	36	18	8	2	4	2	4
		10	8	8	106	72	42	28	24	18	22	38	4	14	6	16	6	10
		15	16	22	114	32	16	28	8	2	6	8	8	6	8	20	18	22
		0	22	2	124	46	48	117	107	88	34	40	18	6	2	6	2	0
	W2	5	26	2	138	50	110	146	84	84	54	38	8	20	4	12	4	4
		10	38	32	200	46	38	50	18	24	18	24	22	4	14	18	8	20
		0	6	0	54	46	40	98	60	22	12	16	2	6	0	0	2	0
		5	28	2	72	82	58	104	72	58	60	30	2	12	2	10	14	4
		0	4	2	280	140	390	580	460	218	124	36	6	12	2	2	2	0
	E1	5	34	8	175	105	165	160	125	88	78	74	20	18	2	18	2	12
		10	48	8	108	44	34	28	18	20	34	48	0	12	10	22	24	12
		15	90	120	62	8	14	22	16	14	14	40	12	14	14	32	50	34
		0	4	2	190	105	190	170	125	62	80	46	4	12	10	0	2	2
		5	34	2	380	210	113	167	90	150	210	110	20	36	6	30	0	6
	E2	10	36	42	148	44	30	30	20	38	18	60	12	12	10	2	8	16
		0	8	4	36	38	70	123	90	12	6	0	2	0	0	0	0	0
		5	34	28	280	195	120	170	80	110	110	80	2	6	6	6	6	14
	E3	0	8	4	36	38	70	123	90	12	6	0	2	0	0	0	0	0
		5	34	28	280	195	120	170	80	110	110	80	2	6	6	6	6	14
May 24	M	0	120	2	10	6	10	6	10	0	2	0	0	0	0	0	0	0
		5	143	2	52	16	8	20	6	6	2	2	0	0	0	0	0	0
		10	92	8	20	24	12	24	10	14	2	4	0	0	0	0	0	0
		15	130	10	28	18	20	20	10	2	4	4	2	0	0	0	0	0
		20	41	16	80	10	2	4	2	0	10	8	4	4	4	2	4	2
	W1	0	170	4	18	8	8	2	6	0	2	0	0	0	0	0	2	2
		5	165	2	22	4	6	12	2	4	0	2	0	0	0	0	0	0
		10	170	18	150	44	20	14	10	4	8	12	10	8	6	6	4	4
		15	175	158	60	50	14	8	4	0	0	0	4	4	8	8	70	16
		0	90	2	8	18	2	6	10	2	2	2	0	0	0	0	12	0
	W2	5	130	6	60	26	8	30	8	16	8	6	0	2	2	2	0	4
		10	96	2	50	18	20	16	16	6	6	10	0	2	2	0	0	2
		0	38	8	32	16	18	26	18	20	20	12	4	2	2	0	6	8
		5	54	10	36	20	8	2	6	8	14	24	10	12	22	14	72	78
		0	70	2	4	2	0	0	4	2	0	2	0	0	4	0	0	0
	E1	5	104	0	24	12	8	18	16	6	8	6	0	2	2	0	2	2
		10	100	6	200	105	26	20	24	26	12	4	0	2	0	0	0	0
		15	220	20	72	32	2	16	6	4	2	14	6	18	10	28	56	46
		0	32	0	2	2	2	8	2	8	6	10	0	2	0	0	2	0
		5	42	0	4	12	4	16	48	30	20	20	18	8	4	8	0	4
	E2	10	58	8	100	38	32	18	18	12	14	20	8	12	8	12	4	10
		0	16	0	2	2	4	10	14	6	8	20	4	2	0	0	0	0
		5	10	10	46	28	6	26	18	16	26	22	8	8	6	10	6	4
	E3	0	16	0	2	2	4	10	14	6	8	20	4	2	0	0	0	0
		5	10	10	46	28	6	26	18	16	26	22	8	8	6	10	6	4

Table 4. *Acartia omorii* and *A. hudsonica*. Continued.

Date	Stn	Depth (m)	Egg	N1	N2	N3	N4	N5	N6	C1	C2	C3	C4 ♀	♂	C5 ♀	♂	C6 ♀	♂
Jun. 13 1978	M	0	48	0	0	2	8	14	10	2	0	0	2	0	0	2	0	0
		5	74	8	24	38	20	38	26	30	14	6	2	0	0	0	0	0
		10	94	4	36	28	24	2	10	8	6	4	0	2	0	0	0	0
		15	78	8	34	26	24	24	12	4	8	4	4	4	0	0	0	0
		20	90	10	34	12	18	16	8	4	0	2	8	4	2	4	0	8
		0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	84	6	12	16	28	24	16	24	8	2	0	0	0	0	0	2
		10	265	10	4	10	8	22	8	6	2	0	0	2	2	2	18	8
		15	160	26	22	4	6	0	2	0	2	0	0	0	0	0	2	4
		0	8	0	4	0	2	6	8	0	0	0	0	0	0	0	0	4
		5	58	10	12	8	24	18	16	6	4	0	0	0	0	0	2	4
		10	140	6	16	24	16	8	8	2	2	4	4	0	0	0	12	6
		0	10	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	142	10	20	2	2	0	2	4	4	10	4	0	8	0	32	28
		0	26	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
		5	142	6	14	28	22	10	18	28	20	6	2	0	2	2	10	4
		10	174	12	28	28	14	8	4	6	4	0	0	2	2	4	12	12
		15	205	32	38	2	6	4	4	0	0	2	0	0	0	0	2	0
		0	12	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0
		5	60	2	12	8	8	24	22	22	14	4	4	4	2	0	6	8
		10	106	4	32	16	8	8	10	4	4	2	2	6	8	2	36	20
		0	8	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		5	56	0	14	10	8	12	24	14	28	22	12	6	8	2	56	32

Table 5. *Paracalanus parvus*. Abundance of each developmental stage per 10-l seawater taken with a Van Dorn water bottle in Maizuru Bay.

Date	Stn	Depth (m)	Egg	N1-8	C1-6
Jan. 18 1978	M	0	44	0	4
		5	110	28	62
		10	137	12	70
		15	95	18	92
		20	107	34	46
	W1	0	6	0	4
		5	38	8	22
		10	50	10	38
		15	130	16	52
	W2	0	8	2	22
		5	10	42	20
		10	50	24	46
	W3	0	16	10	2
		5	4	2	10
	E1	0	58	10	0
		5	200	24	44
		10	175	122	62
	E2	15	126	22	22
		0	22	0	16
		5	110	36	10
	E3	10	220	22	14
		0	0	8	14
		5	110	18	4
Feb. 13	M	0	4	0	0
		5	2	64	10
		10	18	20	52
		15	26	54	80
		20	52	132	120
	W1	0	6	12	10
		5	12	36	28
		10	6	10	58
		15	10	18	90
	W2	0	0	4	6
		5	4	56	80
		10	8	34	66
	W3	0	0	0	0
		5	0	16	62
	E1	0	4	2	6
		5	2	38	10
		10	4	14	56
	E2	15	4	8	62
		0	0	10	8
		5	0	26	8
	E3	10	6	24	24
		0	0	0	2
		5	0	14	6
Mar. 16	M	0	2	14	6
		5	22	130	34
		10	22	92	80
		15	34	98	80
		20	22	28	28
	W1	0	2	12	0
		5	4	68	12
		10	16	60	28
		15	36	48	52
	W2	0	2	12	4
		5	0	58	24
		10	0	44	24
	W3	0	0	22	4
		5	0	10	6
	E1	0	6	32	2
		5	16	44	14
		10	10	34	46
	E2	15	16	30	48
		0	6	20	4
		5	32	14	68
	E3	10	24	10	40
		0	0	14	4
		5	6	12	2

Date	Stn	Depth (m)	Egg	N1-8	C1-6
Apr. 17	M	0	36	14	20
		5	34	12	76
		10	12	10	104
		15	20	14	112
		20	32	4	78
	W1	0	12	8	76
		5	6	8	64
		10	8	14	94
		15	4	0	54
	W2	0	8	16	12
		5	30	14	48
		10	2	2	28
	W3	0	2	16	28
		5	22	12	12
	E1	0	2	6	12
		5	6	10	54
		10	30	4	72
	E2	15	8	2	72
		0	2	6	2
		5	6	2	44
	E3	10	2	6	60
		0	0	8	2
		5	2	6	8
May 24	M	0	2	20	2
		5	2	44	24
		10	0	0	44
		15	2	22	18
		20	44	22	20
	W1	0	0	6	2
		5	6	12	2
		10	2	8	2
		15	36	6	12
	W2	0	0	16	12
		5	2	8	8
		10	8	0	8
	W3	0	0	4	10
		5	0	2	8
	E1	0	0	24	12
		5	4	10	8
		10	2	8	6
	E2	15	20	8	6
		0	0	14	18
		5	0	10	10
	E3	10	6	12	18
		0	0	12	40
		5	0	2	18
Jun. 13	M	0	6	30	6
		5	4	28	18
		10	8	22	28
		15	6	20	28
		20	14	28	14
	W1	0	22	20	16
		5	54	16	20
		10	32	20	14
		15	34	34	12
	W2	0	2	16	10
		5	80	28	22
		10	30	22	48
	W3	0	0	6	2
		5	16	4	18
	E1	0	0	2	0
		5	12	22	10
		10	20	14	10
	E2	15	2	8	14
		0	0	16	6
		5	2	4	10
	E3	10	10	8	18
		0	0	6	12
		5	4	2	22

Table 6. *Oithona similis*. Abundance of each developmental stage per 10-l seawater taken with a Van Dorn water bottle in Maizuru Bay.

Date	Stn	Depth (m)	N1-6	C1-6	Date	Stn	Depth (m)	N1-6	C1-6
Jan. 18 1978	M	0	22	0	Apr. 17	M	0	16	14
		5	82	18			5	48	88
		10	60	28			10	90	134
		15	24	60			15	38	186
		20	12	26			20	26	202
	W1	0	8	0		W1	0	62	0
		5	96	0			5	120	104
		10	70	18			10	110	116
		15	34	42			15	36	148
		20	22	2			20	14	0
	W2	0	88	18		W2	0	50	50
		5	70	22			5	58	196
		10	38	2			10	8	18
		15	22	0			15	22	16
		20	20	0			20	2	8
	W3	0	14	14		W3	0	140	48
		5	38	12			5	50	114
		10	8	32			10	32	56
		15	0	0			15	6	2
		20	70	10			20	34	44
	E1	0	40	4		E1	0	18	76
		5	2	0			5	0	0
		10	64	10			10	26	30
		15					15		
		20					20		
Feb. 13	M	0	4	0	May 24	M	0	16	8
		5	88	8			5	70	30
		10	16	20			10	120	22
		15	12	30			15	103	10
		20	12	14			20	34	12
	W1	0	26	0		W1	0	8	6
		5	80	20			5	8	6
		10	22	6			10	54	24
		15	6	14			15	22	22
		20	0	0			20	14	2
	W2	0	48	12		W2	0	20	10
		5	18	24			5	40	18
		10	0	0			10	20	0
		15	2	0			15	14	18
		20	4	0			20	14	0
	W3	0	34	6		W3	0	24	8
		5	16	14			5	135	30
		10	10	22			10	62	34
		15	0	0			15	4	4
		20	50	10			20	30	14
	E1	0	20	14		E1	0	160	50
		5	0	0			5	0	4
		10	30	4			10	48	12
		15					15		
		20					20		
Mar. 16	M	0	0	0	Jun. 13	M	0	10	10
		5	108	48			5	330	118
		10	300	90			10	420	146
		15	207	70			15	330	106
		20	26	16			20	300	140
	W1	0	4	4		W1	0	0	0
		5	48	12			5	270	55
		10	64	34			10	260	44
		15	26	40			15	240	56
		20	2	0			20	0	2
	W2	0	32	30		W2	0	26	34
		5	107	38			5	560	98
		10	4	2			10	0	0
		15	10	8			15	105	112
		20	0	0			20	0	0
	W3	0	30	28		W3	0	54	60
		5	0	0			5	180	0
		10	28	42			10	90	0
		15	0	0			15	2	0
		20	34	12			20	36	0
	E1	0	24	0		E1	0	52	0
		5	0	4			5	0	2
		10	22	2			10	24	6
		15					15		
		20					20		

Table 7. *Euterpina acutifrons*. Abundance of each developmental stage per 10-l seawater taken with a Van Dorn water bottle in Maizuru Bay.

Date	Stn	Depth (m)	N1-6	C1-5	C6
Oct. 17 1977	M	0	16	0	4
		5	155	160	20
		10	135	56	10
		15	98	34	18
		20	36	28	10
	W1	0	64	4	6
		5	135	28	4
		10	145	36	20
	W2	15	62	26	8
		0	50	0	0
		5	160	64	26
	W3	10	100	35	22
		0	22	6	4
	E1	5	280	76	28
		0	8	0	6
		5	420	98	34
	E2	10	10	4	2
		15	54	30	8
		0	22	0	14
	E3	5	210	32	16
		10	28	16	10
		0	26	6	2
		5	205	44	6
Aug. 22 1978	M	0	50	0	4
		5	186	12	28
		10	133	12	20
		15	96	12	8
		20	32	2	2
	W1	0	8	0	0
		5	80	4	6
		10	34	4	2
	W2	15	12	2	2
		0	0	0	2
		5	60	14	10
	W3	10	58	4	8
		0	0	2	14
	E1	5	34	12	2
		0	4	0	0
		5	56	12	10
	E2	10	150	22	10
		15	6	2	2
		0	2	0	4
	E3	5	36	14	2
		10	10	2	6
		0	2	0	6
		5	44	10	4
Sep. 19	M	0	98	4	0
		5	210	54	44
		10	155	54	38
		15	66	28	24
		20	26	16	14
	W1	0	22	6	32
		5	122	28	32
		10	28	10	22
	W2	15	12	2	2
		0	82	4	10
		5	250	26	20
	W3	10	140	32	52
		0	46	2	2
	E1	5	145	22	6
		0	20	0	10
		5	230	27	26
	E2	10	87	16	56
		15	86	12	24
		0	400	44	14
	E3	5	320	38	38
		10	46	16	24
		0	110	34	8
		5	115	20	12

Table 8. *Microsetella norvegica*. Abundance of each developmental stage per 10-l seawater taken with a Van Dorn water bottle in Maizuru Bay.

Date	Stn	Depth (m)	N1-6	C1-6
Jun. 13	M	0	12	4
		5	45	74
		10	70	48
		15	28	22
		20	18	20
	W1	0	103	6
		5	32	14
		10	6	8
		15	240	8
	W2	0	52	14
		5	2	12
		10	8	12
	W3	0	8	0
		5	0	2
	E1	0	0	0
		5	4	8
		10	4	0
		15	0	2
	E2	0	0	0
		5	0	0
		10	0	0
	E3	0	0	0
		5	0	2

Table 9. *Paracalanus parvus*. Distribution point in Maizuru Bay in 1978. Distribution point represents a mean relative distance of the population in the bay from the outermost sampling station; the value can vary from 0 to 4 in Maizuru Bay.

Date	Egg	N1-6	C1-6
Jan.18	1.78	1.92	1.17
Feb.13	0.56	1.16	1.28
Mar.16	1.29	1.18	1.24
Apr.17	1.07	1.87	1.15
May 24	0.89	1.45	2.30
Jun.13	1.45	1.23	1.90

Table 10. *Oithona similis*. Distribution point in Maizuru Bay in 1978.
See legend of Table 9 for explanation of the distribution point.

Date	N1-6	C1-6
Jan.18	1.84	1.14
Feb.13	1.58	1.26
Mar.16	0.83	0.92
Apr.17	1.38	1.15
May 24	1.64	1.77
Jun.13	0.97	0.97

Table 11. *Euterpina acutifrons*. Distribution point in Maizuru Bay. See legend of Table 9 for explanation of the distribution point.

Date	N1-6	C1-5	C6
Oct.17.1977	2.13	1.66	1.79
Aug.22.1978	1.22	1.95	1.65
Sep.19.1978	2.23	2.02	1.64
Oct.25.1978	1.77	2.14	1.74

Table 12. Distribution point of abundant copepods in Maizuru Bay. The data of *Acartia omorii* and *A. hudsonica* are obtained from the net samples in February, April, June and December 1978. Those of the other species are from the 10- ℓ water samples and limited to the months when the mean abundance was 10/ ℓ or more.

Species	Stage	Month/Year															
		10/77	11	12	1/78	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
<i>Paracalanus parvus</i>	C1-6			0.9	1.2	1.3	1.2	1.1	2.3	1.9	1.8						
<i>P. crassirostris</i>	C6	3.3	3.0	2.8								2.6	2.8	2.5	2.8	3.4	
	C1-5	3.0	2.5	2.4								2.8	2.7	2.9	3.1	2.9	
	N	3.1	3.2									2.6	2.7	2.1	2.2	3.4	
<i>Centropages abdominalis</i>	C1-6						1.7										
<i>A. omorii</i>	C6					1.5		0.9		2.8						1.8	
<i>A. hudsonica</i>	C6					3.3		2.5		3.7						2.7	
<i>A. erythraea</i>	C1-6											2.2	2.1	3.1			
<i>A. sinjiensis</i>	C1-6	4.0										3.7	3.8				
<i>Oithona davisae</i>	C6	2.5	2.9	2.6	2.1	2.0	2.8	2.6	3.0	2.7	3.0	2.9	2.9	2.6	2.2	2.8	
	C1-5	2.6	2.6	1.7	2.1	2.3	2.9	2.5	3.2	3.0	2.9	2.8	3.4	2.4	3.3	2.7	
	N	2.6	2.7	1.7	1.7	2.1	3.1	2.0	2.8	2.4	2.5	3.1	3.5	2.6	2.9	2.8	
<i>O. similis</i>	C1-6				1.1	1.3	0.9	1.2	1.8	1.0							
<i>O. nana</i>	C1-6									0.3	1.0	0.4	0.8				
<i>Microsetella norvegica</i>	C1-6								0.8	0.6							
	N								0.6	0.9							
<i>Eulerpina acutifrons</i>	C1-6	1.7										1.8	1.8	2.0			
	N	2.1										1.2	2.2	1.8			

Table 13. Distribution point of abundant copepods (C1-6) in Kumiham Bay. The data are limited to the months when the mean abundance was 200/m³ or more.

Species	Month/Year												
	10/77	11	12	1/78	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Paracalanus parvus</i>							0.4	1.7	1.4				
<i>P. crassirostris</i>	1.8	2.5	1.4	1.6	1.6	1.5	1.4	2.8	2.2	1.7	0.9	2.0	1.6
<i>Acartia omorii</i>								1.6*					
<i>A. hudsonica</i>				2.8	2.4	1.9*	1.7*						
<i>A. sinjiensis</i>	2.2									3.0			3.0
<i>A. erythraea</i>								2.4				1.4	
<i>Pseudodiaptomus marinus</i>										2.8			
<i>Oithona davisae</i>	2.1	2.4	2.4	1.9	2.4	1.6	2.4	2.3	2.2	1.8	1.3	2.1	1.8
<i>O. similis</i>							0.2						
<i>Euterpina aculifrons</i>												1.2	

* Data were calculated for adult copepods only.

Table 14. Distribution point of abundant copepods (C1-6) in Shijiki Bay. The data are limited to the months when the mean abundance was 100/m³ or more.

Species	Month/Year										
	5/75	6	7	8	9	10	11	12	2/76	3	4
<i>Paracalanus parvus</i>	2.5	2.4	2.5	2.1	1.7	2.7	2.3	2.0	2.1	2.1	2.3
<i>P. crassirostris</i>				4.1	3.2	2.6	2.9				
<i>Acartia omorii</i>									4.4	1.2	0.8
<i>Oithona similis</i>	1.7	2.7	2.3						2.2	1.4	2.0
<i>O. nana</i>		2.6	2.8	1.7	2.6	2.5	2.5	2.0	2.0	1.7	2.5
<i>O. attenuata</i> stocky form					3.4	3.1	3.1				
<i>O. brevicornis</i>				3.9	1.7	2.2	2.0				
<i>O. simplex</i>				2.5	1.5	2.1	2.6				
<i>O. oculata</i>				4.3		3.0	2.6	2.2			
<i>O. davisae</i>			4.6	4.7							
<i>Microsetella norvegica</i>				1.5	0.6	1.2	1.3				
<i>Euterpina acutifrons</i>				1.8	2.2	2.3	2.8				
Oceanic copepods	0.8	2.0	2.7	1.6	0.9	1.4	1.4	2.2	0.9	1.2	0.6

Table 15. *Oithona davisae*. Correlation coefficients between abundance of adults copepods and the environment variables of salinity and relative chlorophyll concentration in Malzuru Bay. The values with asterisks are significant ($P < 0.05$; coefficient at $P = 0.05$ is 0.75).

Month/Year	Mean abundance (l ⁻¹)	Correlation coefficient	
		vs. salinity	vs. chlorophyll
10/77	7.8	.83*	.61
11	5.1	.58	no data
12	3.8	.09	.42
1/78	2.0	.21	.29
2	2.4	.03	.07
3	4.9	.36	.32
4	16.5	.30	.76*
5	14.9	.94*	.86*
6	33.1	.64	.84*
7	29.6	.65	.96*
8	21.1	.33	.91*
9	15.5	.52	.75*
10	12.3	.70	.58
11	5.7	.26	.52
12	5.6	.16	.05

Table 16. Female size of congeneric pairs of the abundant copepods in Malzuru Bay. Size of *Oithona* and *Paracalanus* species are presented in total length and *Acartia* species in prosome length. Group II and III are the ecological classification of the species (see text).

Genus/Species	Group	Size (mm)	Reference
<i>Oithona</i>			
<i>davisae</i>	II	0.54-0.62	Ferrari & Orsi (1984)
<i>similis</i>	III	0.69-0.84	Nishida et al. (1977)
<i>Paracalanus</i>			
<i>crassirostris</i>	II	0.50-0.59	Hiromi (1981)
<i>parvus</i>	III	0.74-0.98	Tanaka (1956)
<i>Acartia</i>			
<i>hudsonica</i>	II	0.67-0.78	Ueda (1986)
<i>omorii</i>	III	0.88-1.02	ditto

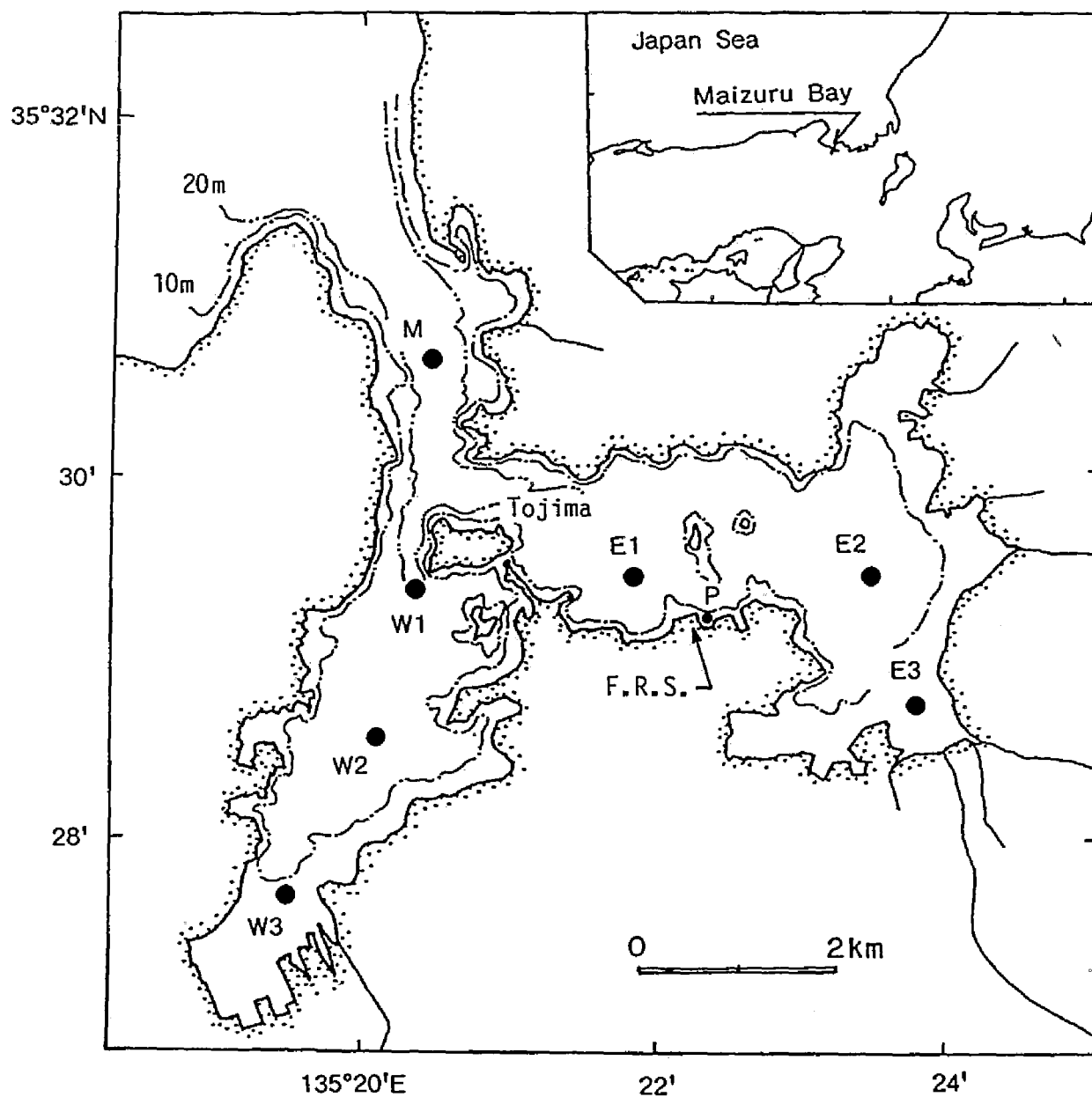


Fig. 1. Map of Mizuru Bay locating the sampling stations of the present study ("F.R.S.", the Fisheries Research Station, Kyoto University). The inset shows the location of Maizuru Bay on the Japan Sea coast of the mainland of Japan.

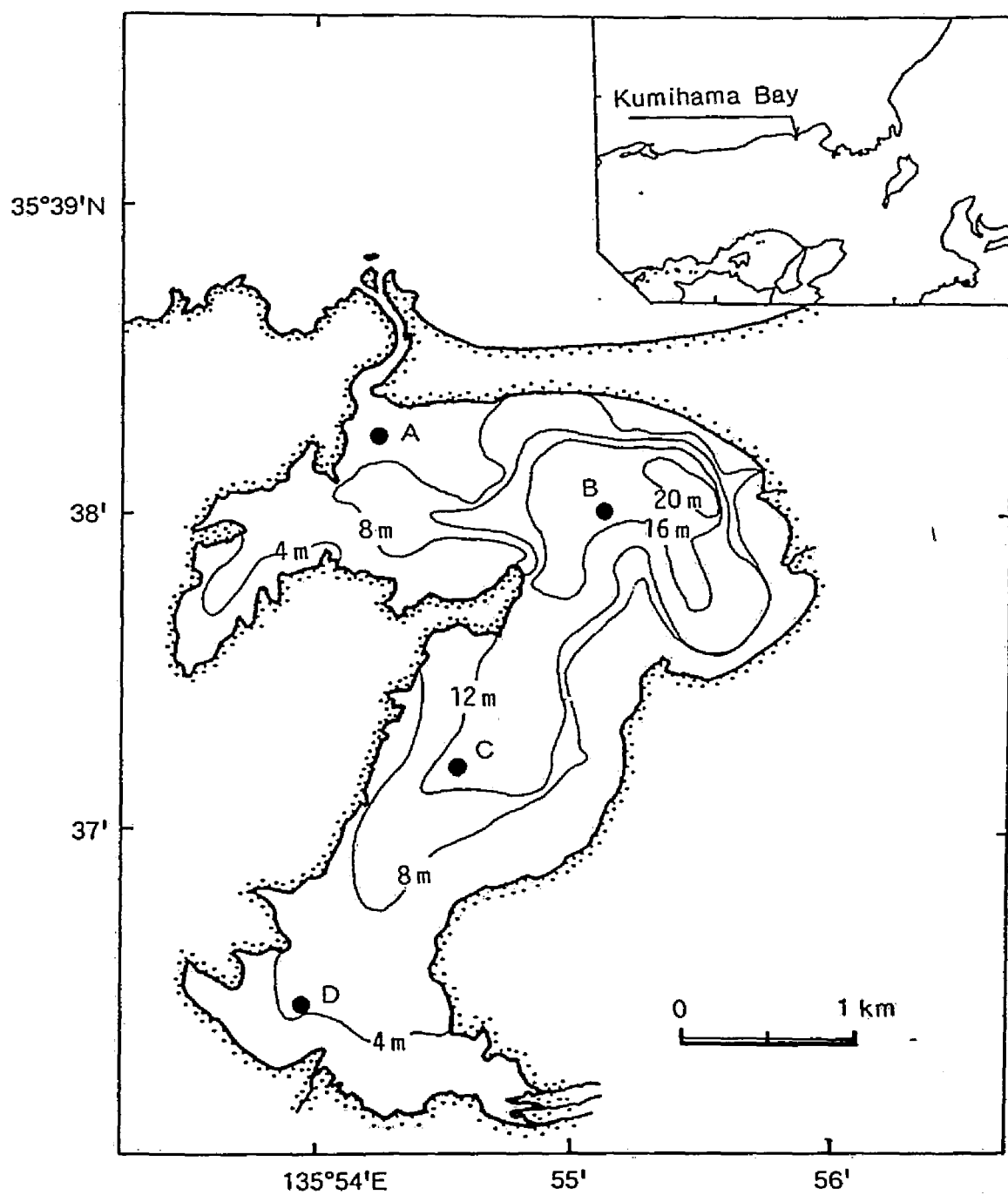


Fig. 2. Map of Kumiham Bay locating the sampling stations of the present study. The inset shows the location of Kumiham Bay on the Japan Sea coast of the mainland of Japan.

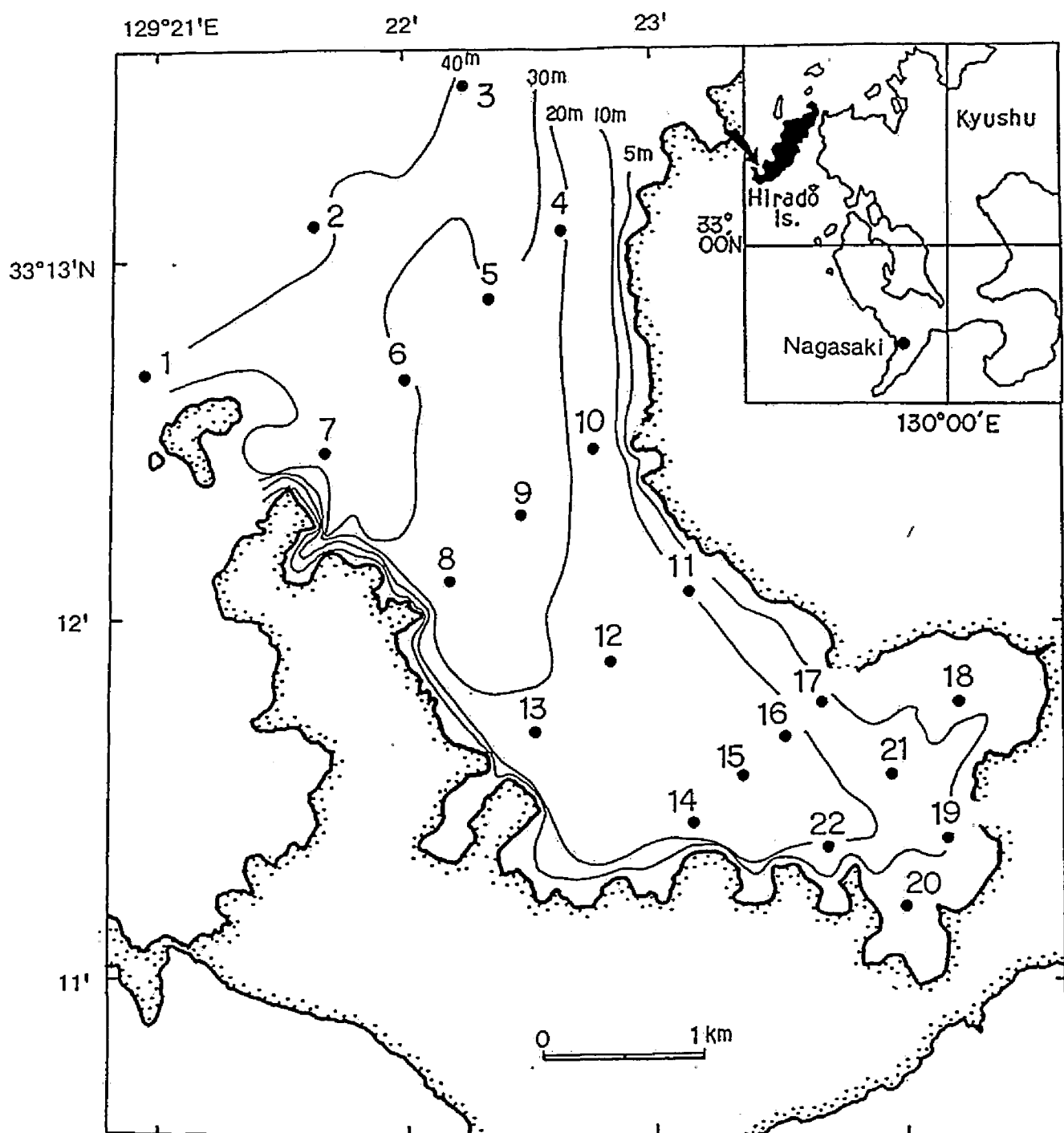


Fig. 3. Map of Shijiki Bay locating the sampling stations of the present study. The inset shows the location of Shijiki Bay on Hirado Island, west of Kyushu.

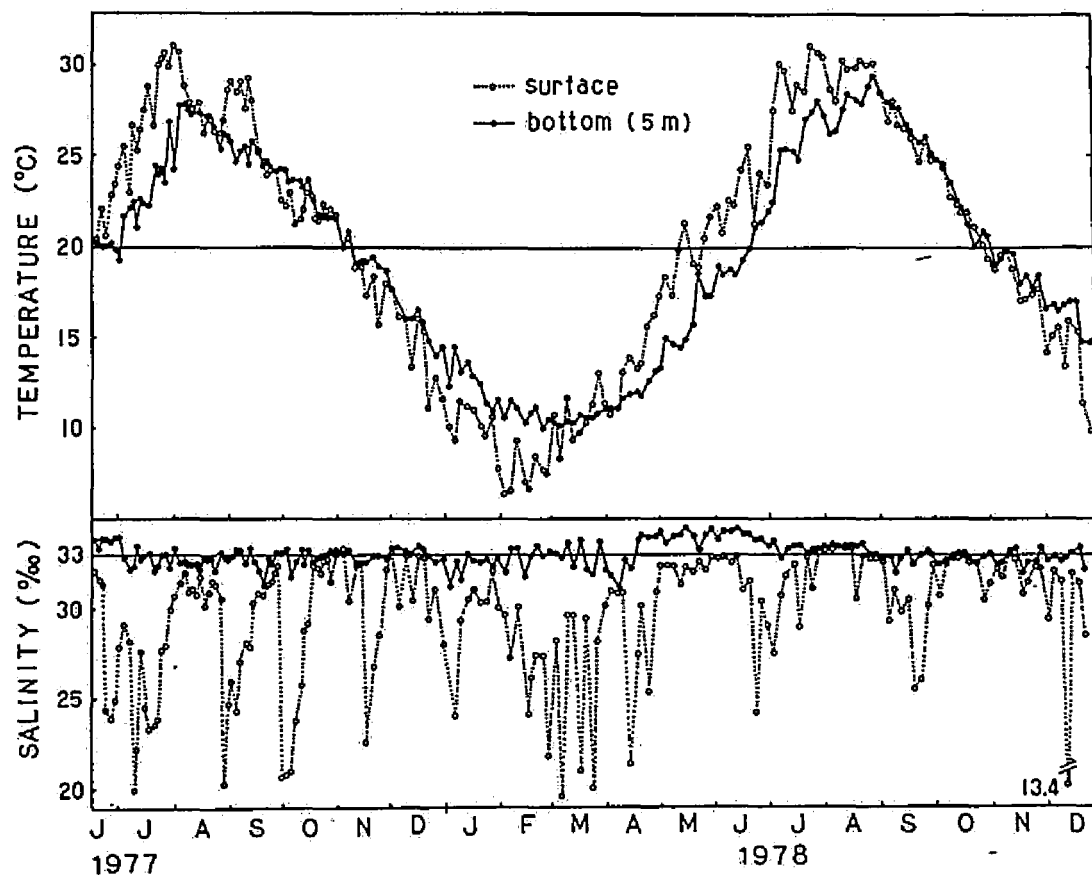


Fig. 4. Seasonal change in temperature and salinity of the surface and bottom waters at Stn. P in Maizuru Bay.

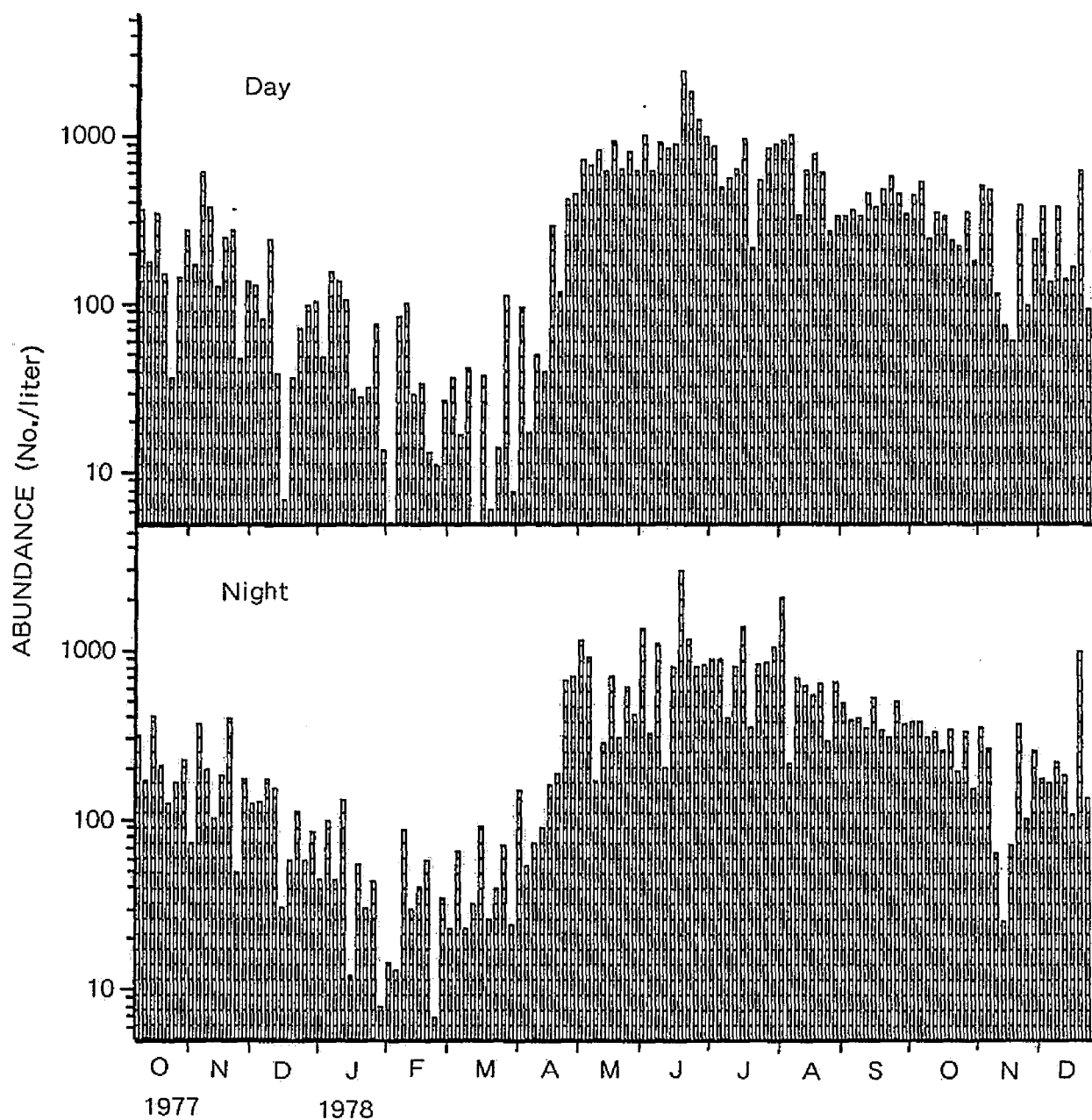


Fig. 5. *Oithona davisae*. Abundance of all developmental stages (N1-C6) obtained by a water sampler in the day (top) and at night (bottom) at Stn. P in Maizuru Bay.

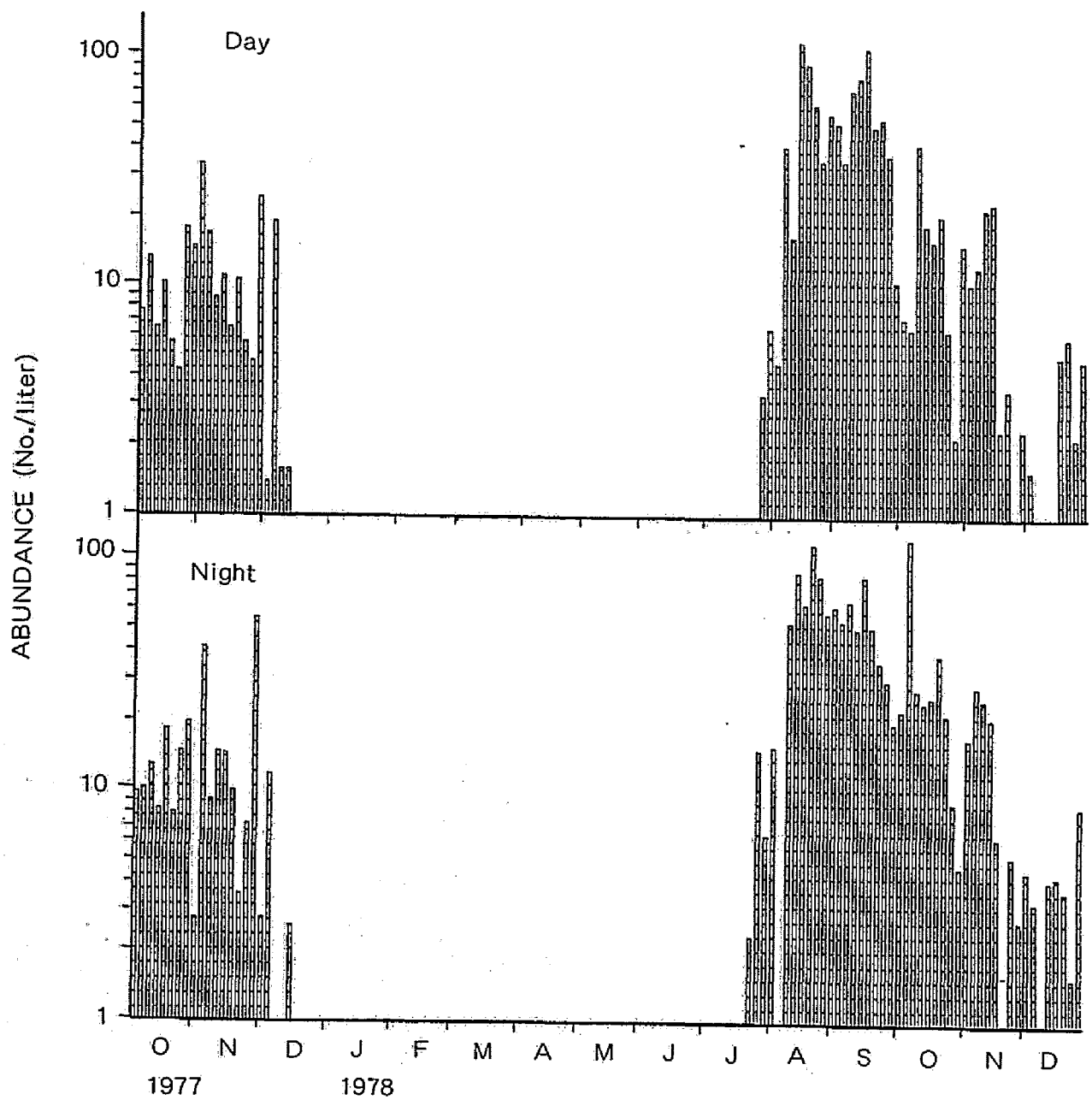


Fig. 6. *Paracalanus crassirostris*. Abundance of all copepodid stages (C1-C6) obtained by a water sampler in the day (top) and at night (bottom) at Stn. P in Maizuru Bay.

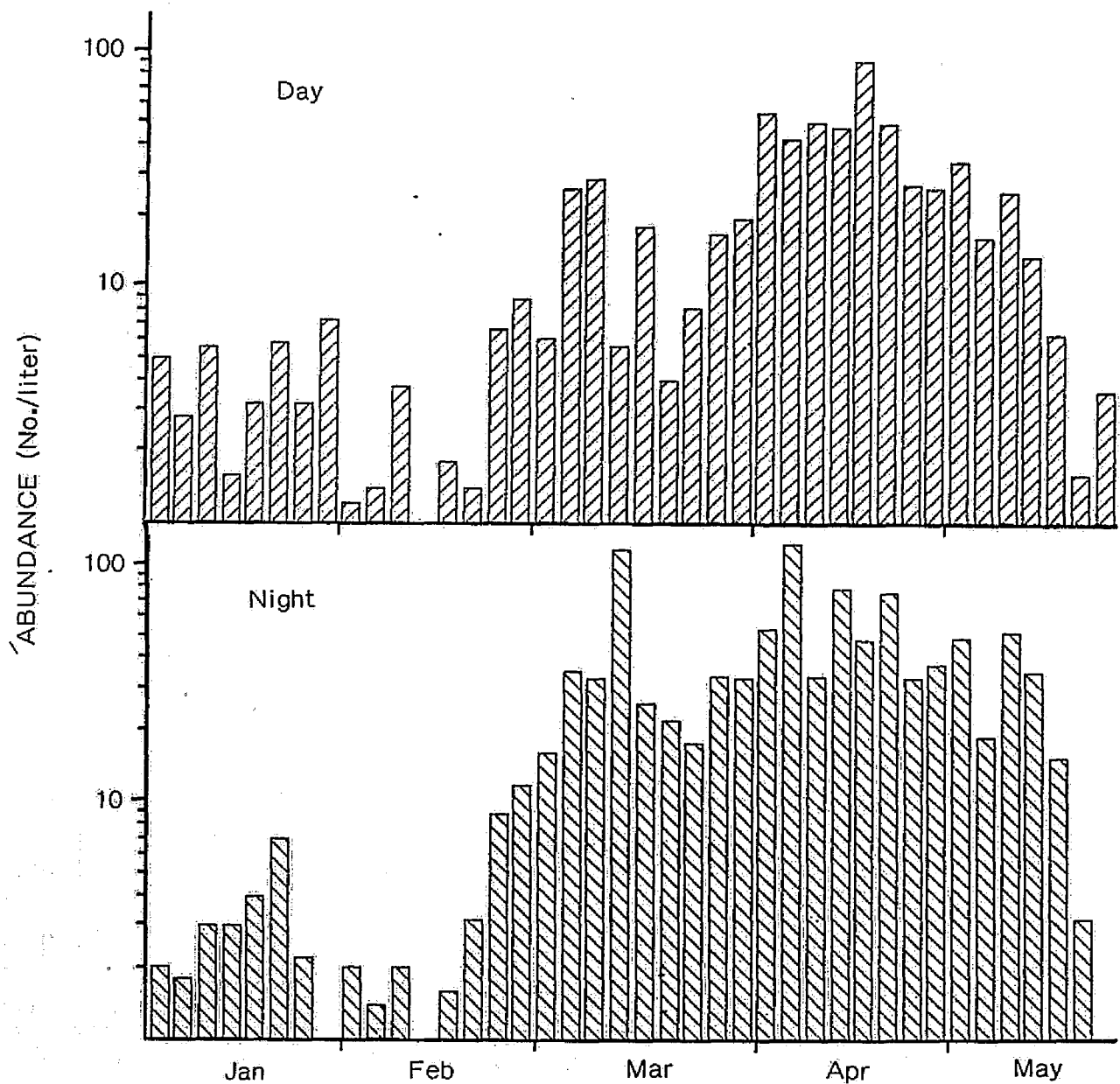


Fig. 7. *Acartia omorii* and *A. hudsonica*. Abundance of all developmental stages (N1-C6) obtained by a water sampler in the day (top) and at night (bottom) in 1978 at Stn. P in Maizuru Bay.

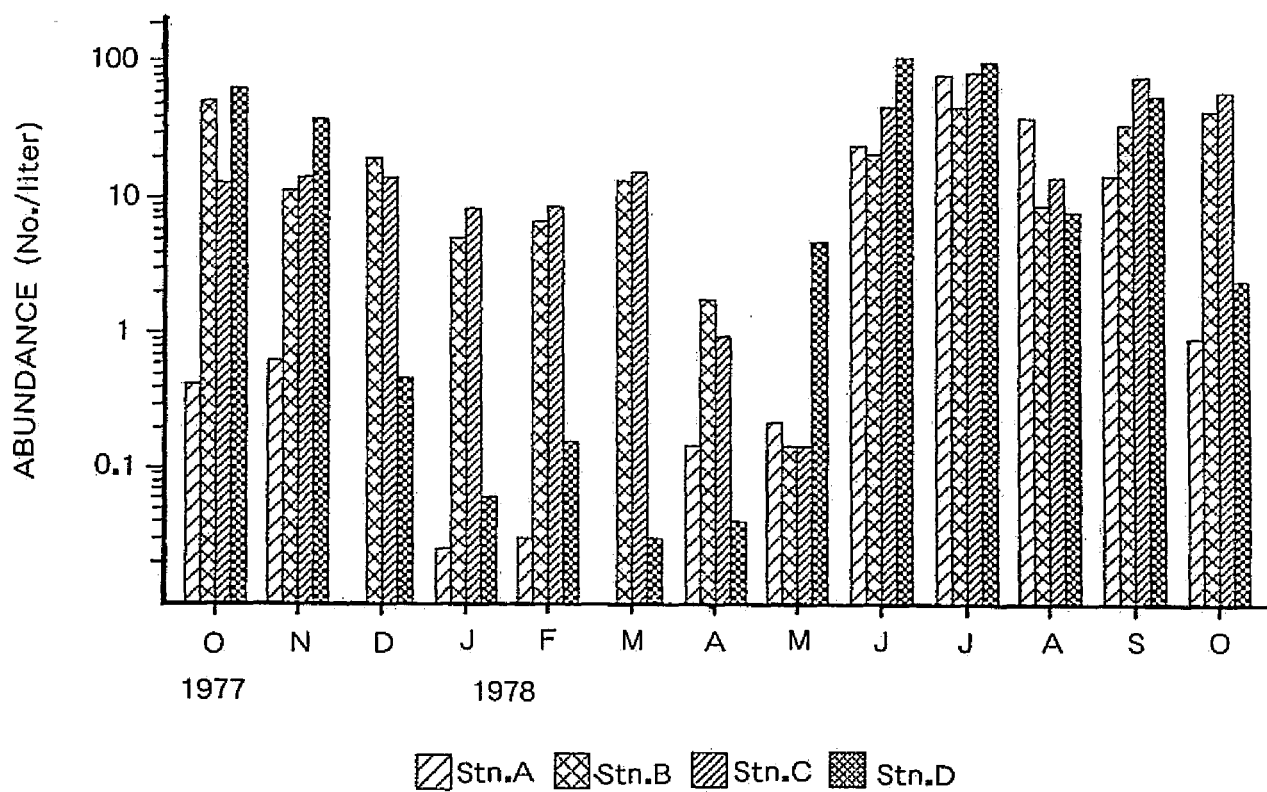


Fig. 8. *Paracalanus crassirostris*. Abundance of all copepodid stages (C1-C6) obtained by a Kitahara quantitative net in Kumihama Bay.

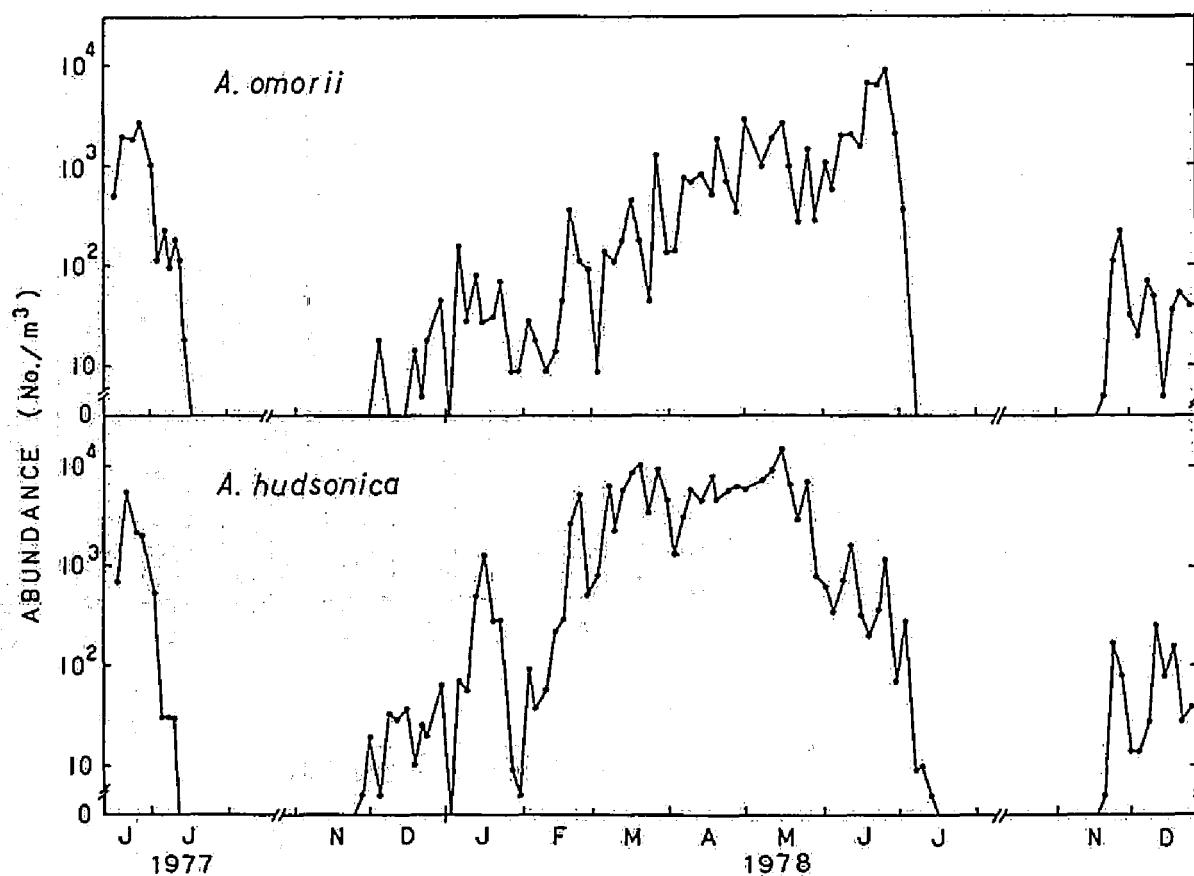


Fig. 9. *Acartia omorii* (top) and *A. hudsonica* (bottom). Seasonal change in abundance of adult stages (C6) obtained by a Kitahara quantitative net at night at Stn. P in Maizuru Bay.

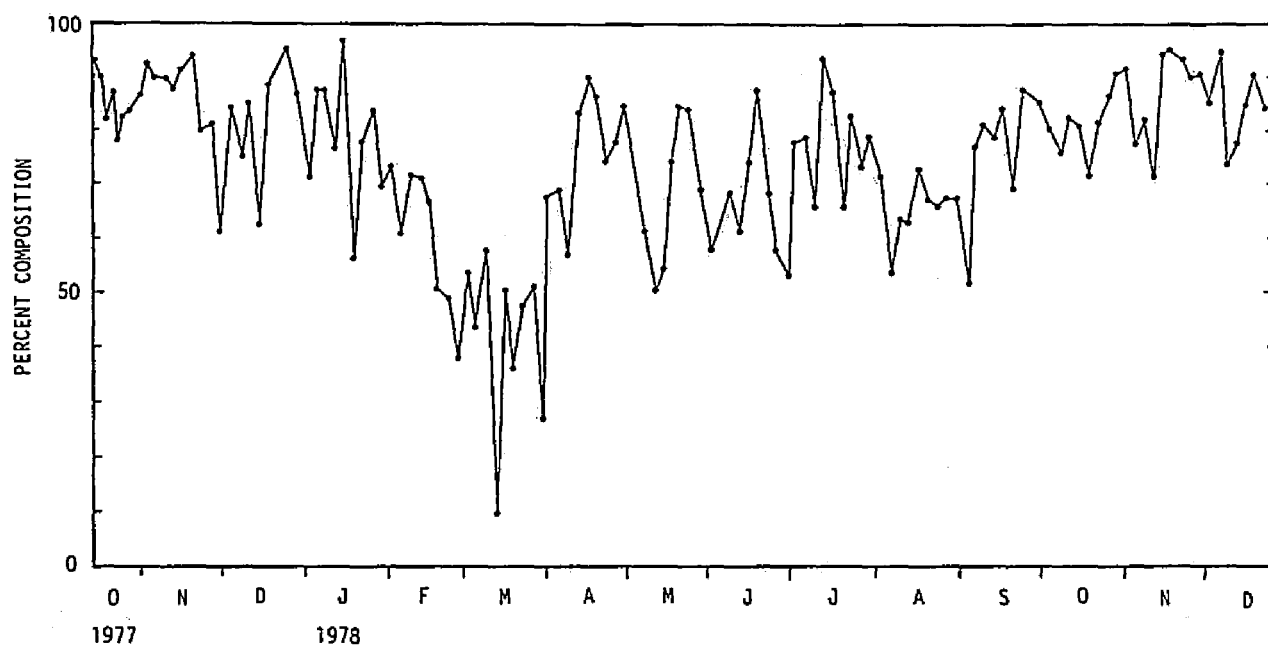


Fig. 10. *Oithona davisae*. Seasonal change in percent composition of naupliar stages (N1-N6) to all stages (N1-C6) at night at Stn. P in Maizuru Bay.

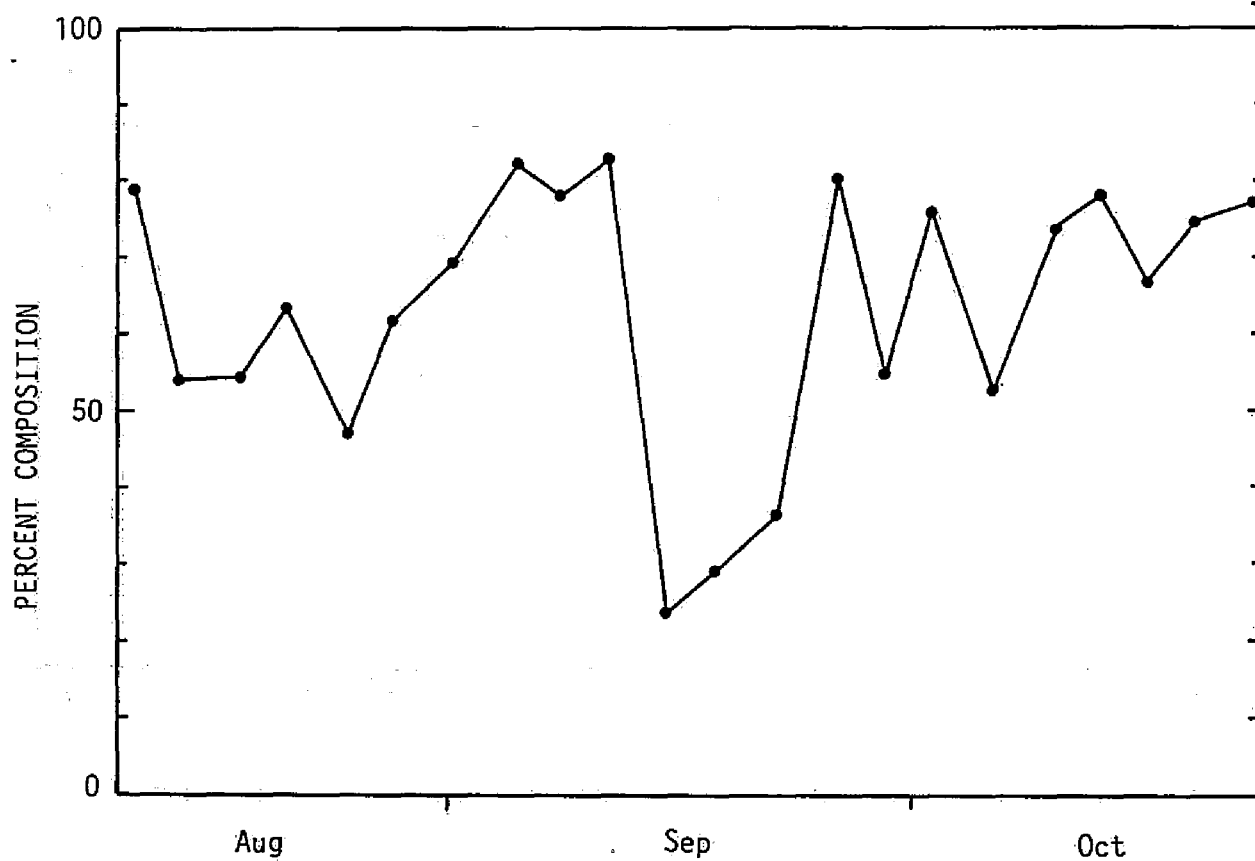


Fig. 11. *Paracalanus crassirostris*. Seasonal change in percent composition of naupliar stages (N1-N6) to all stages (N1-C6) at night at Stn. P in Maizuru Bay during their abundant period in 1978.

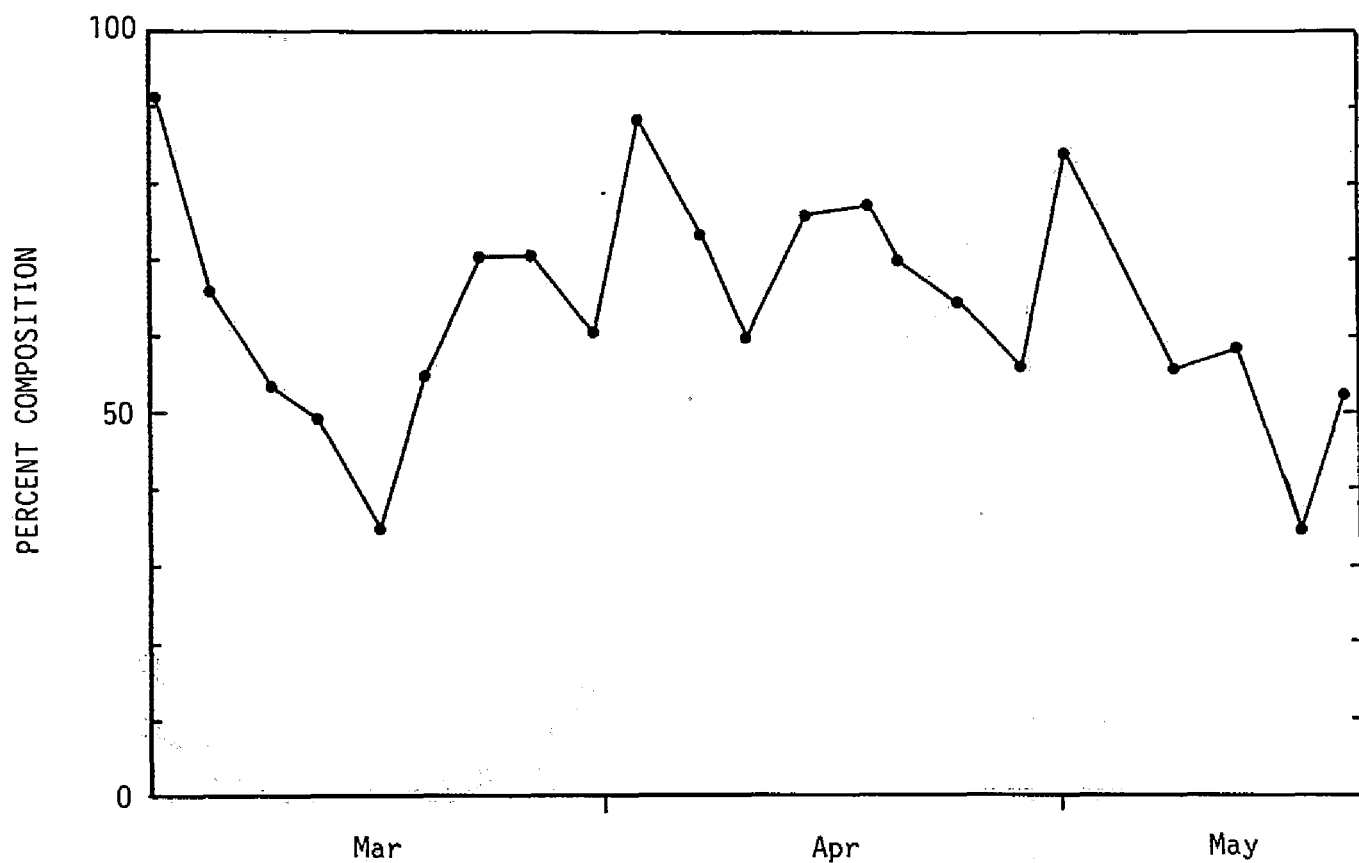


Fig. 12. *Acartia omorii* and *A. hudsonica*. Seasonal change in percent composition of naupliar stages (N1-N6) to all stages (N1-C6) at night at Stn. P in Maizuru Bay during their abundant period in 1978.

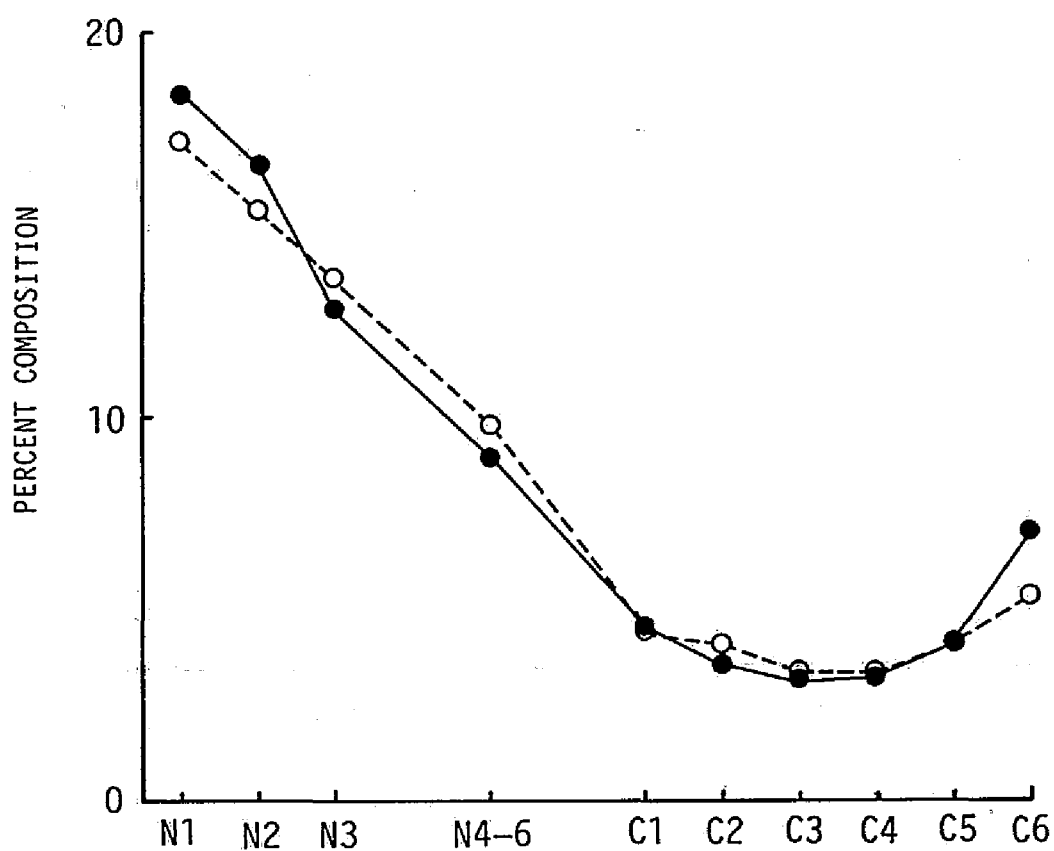


Fig. 13. *Oithona davisae*. - Ontogenetic changes in the mean stage compositions at night (●) and in the daytime (○) at Stn. P in Maizuru Bay. Data used are from 3 October 1977 to 25 December 1978; the numbers of the data are 127 at night and 128 in the daytime.

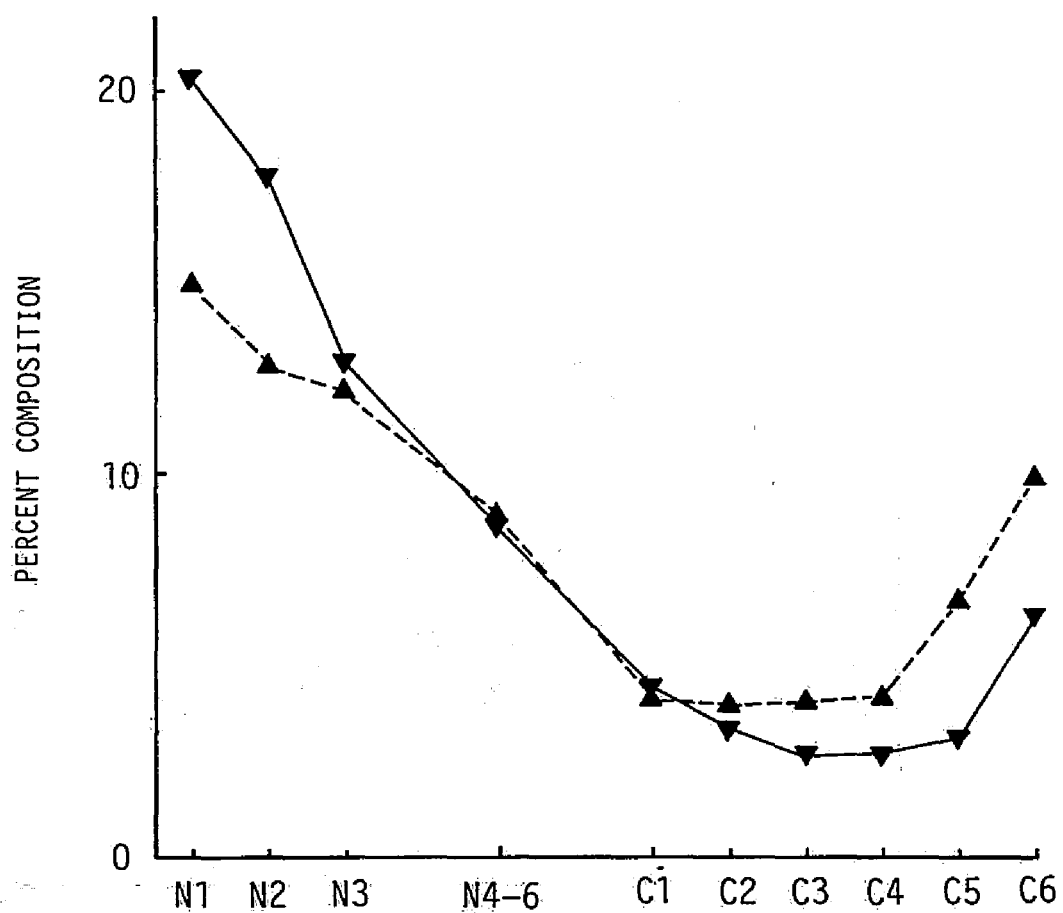


Fig. 14. *Oithona davisae*. Mean stage compositions at the nights when density of all stages was $> 50.0/l$ (▼) and $\leq 50.0/l$ (▲) at Stn. P in Malzuru Bay from 3 October 1977 to 25 December 1978.

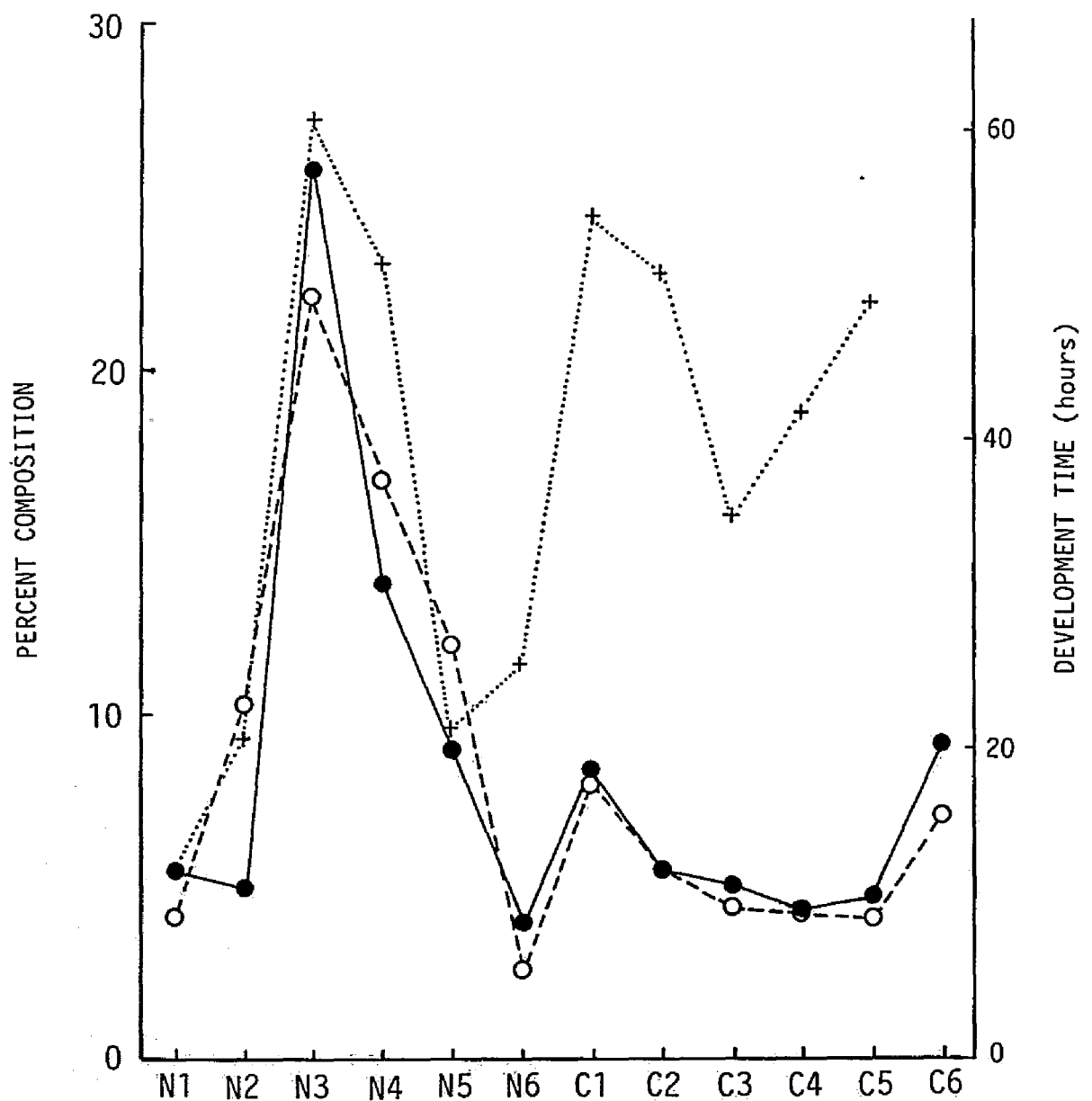


Fig. 15. *Paracalanus crassirostris*. Ontogenetic changes in the mean stage compositions at night (●) and in the daytime (○) at Stn. P in Maizuru Bay. Data used are from 11 August to 23 October, 1978; the numbers of the data are 22 both at night and in the daytime. For comparative purposes, development time of *P. parvus* obtained by Landry (1983) are also presented (+) .

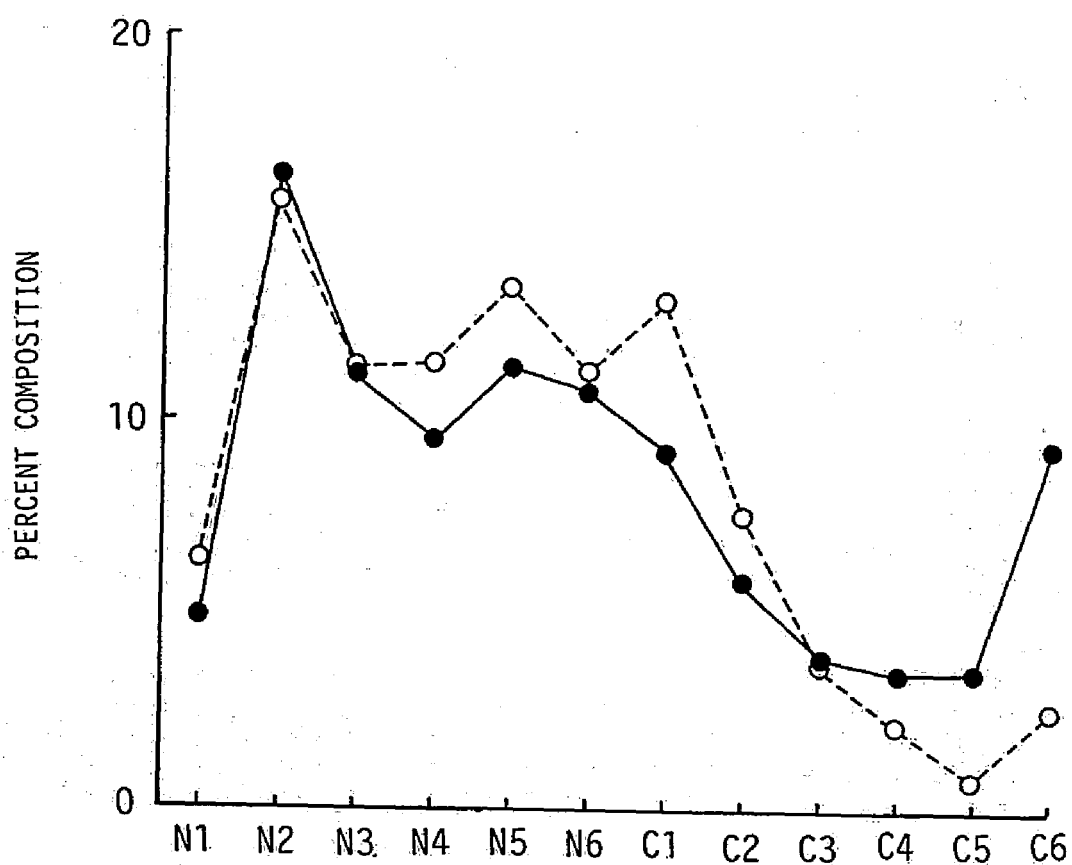
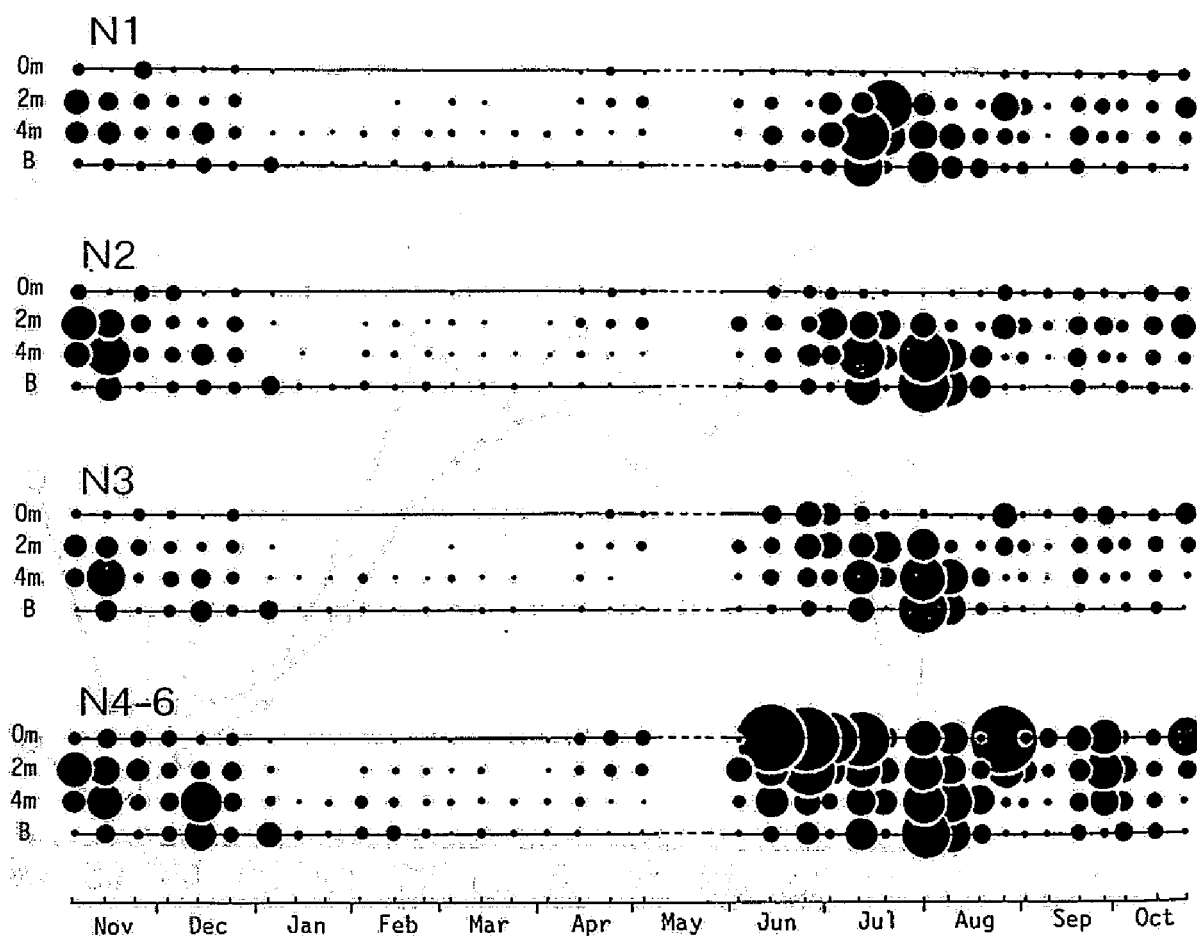


Fig. 16. *Acartia omorii* and *A. hudsonica*. Ontogenetic changes in the mean stage compositions at night (●) and in the daytime (○) at Stn. P in Maizuru Bay. Data used are from 3 March to 15 May, 1978; the numbers of the data are 22 at night and 23 in the daytime.



Scale (inds./l)
 1: 10: 50: 100: 200: 400: 900:
 (Note: The legend shows a series of dots of increasing size corresponding to the values 1, 10, 50, 100, 200, 400, and 900+ inds./l.)

Fig. 17. *Oithona davisae*. Vertical distribution at Stn. P in Maizuru Bay from 1973 to 1974.

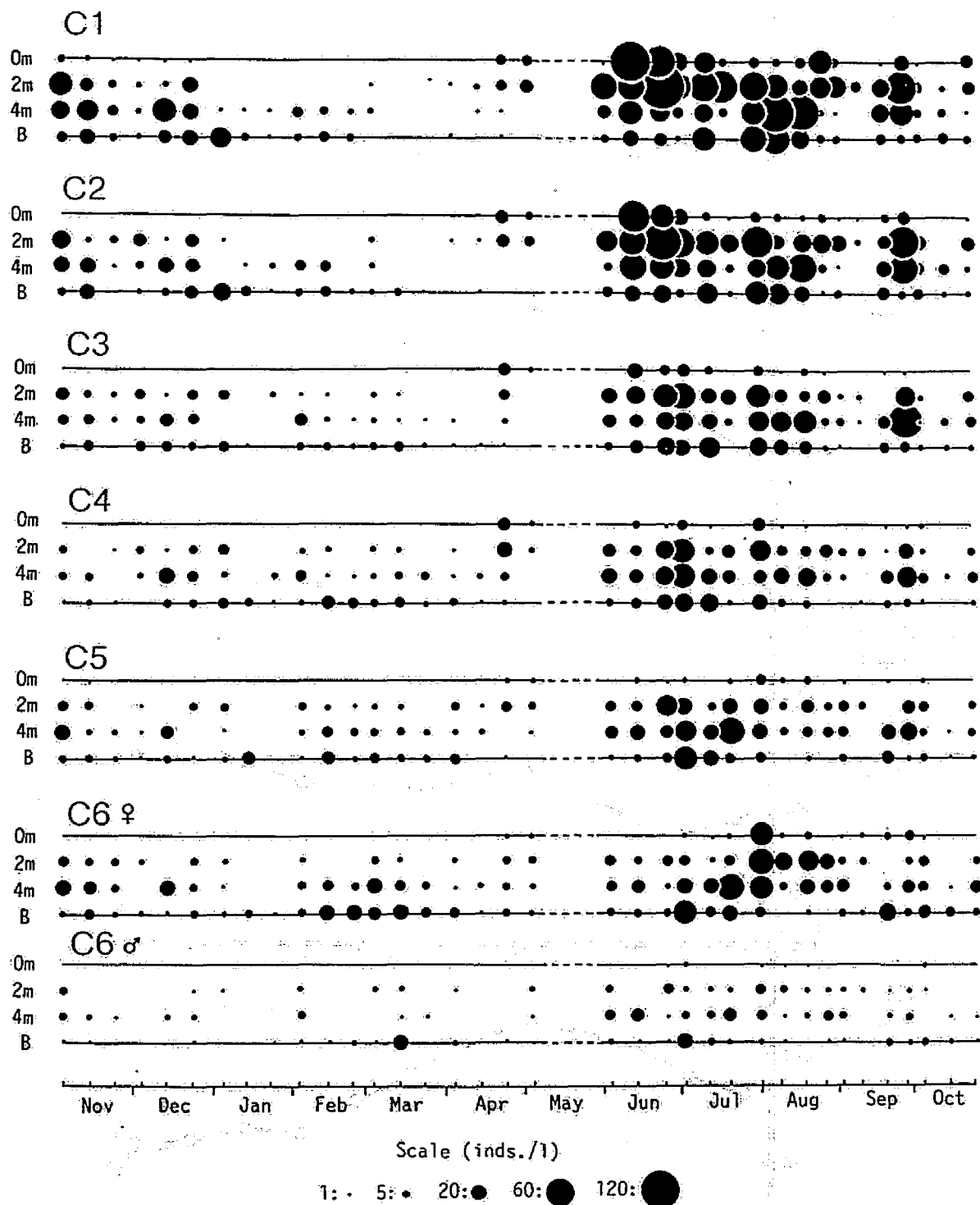


Fig. 17 (continued).

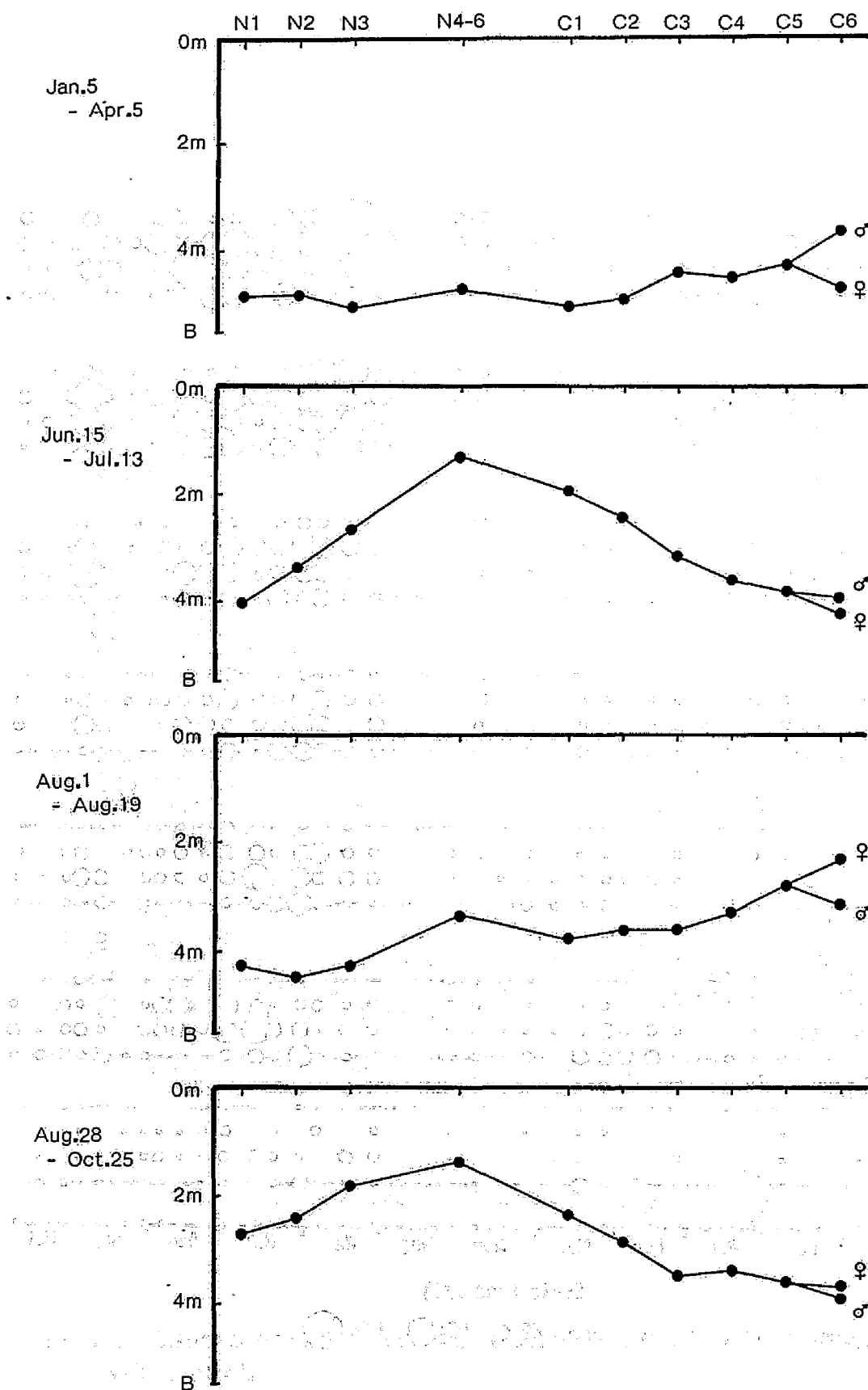


Fig. 18. *Oithona davisae*. Ontogenetic changes of the mean distribution depth at Stn. P in Maizuru Bay in 1974. The mean distribution depths for each period were calculated from cumulative abundance at each depth.

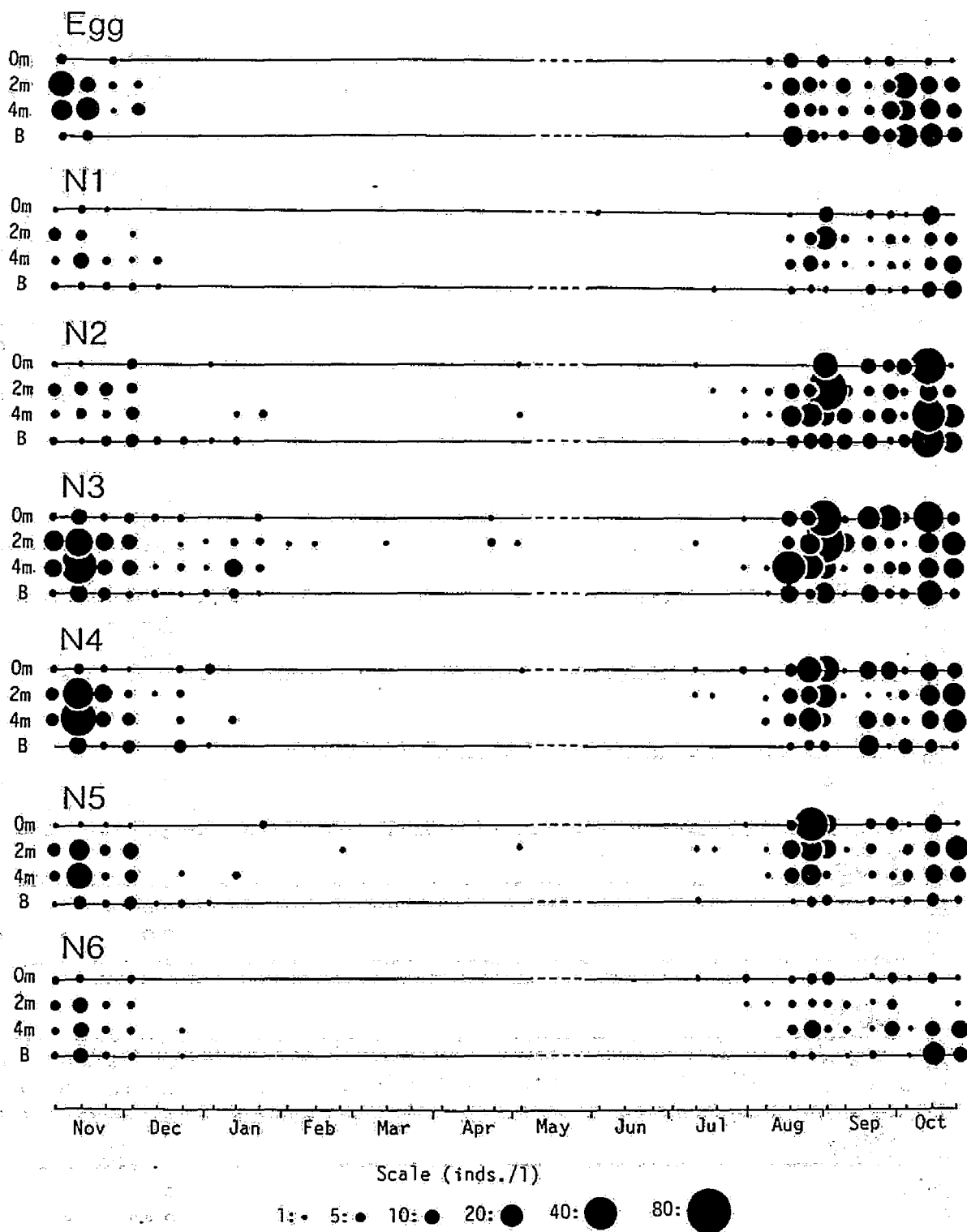


Fig. 19. *Paracalanus crassirostris*. Vertical distribution at Stn. P in Maizuru Bay from 1973 to 1974.

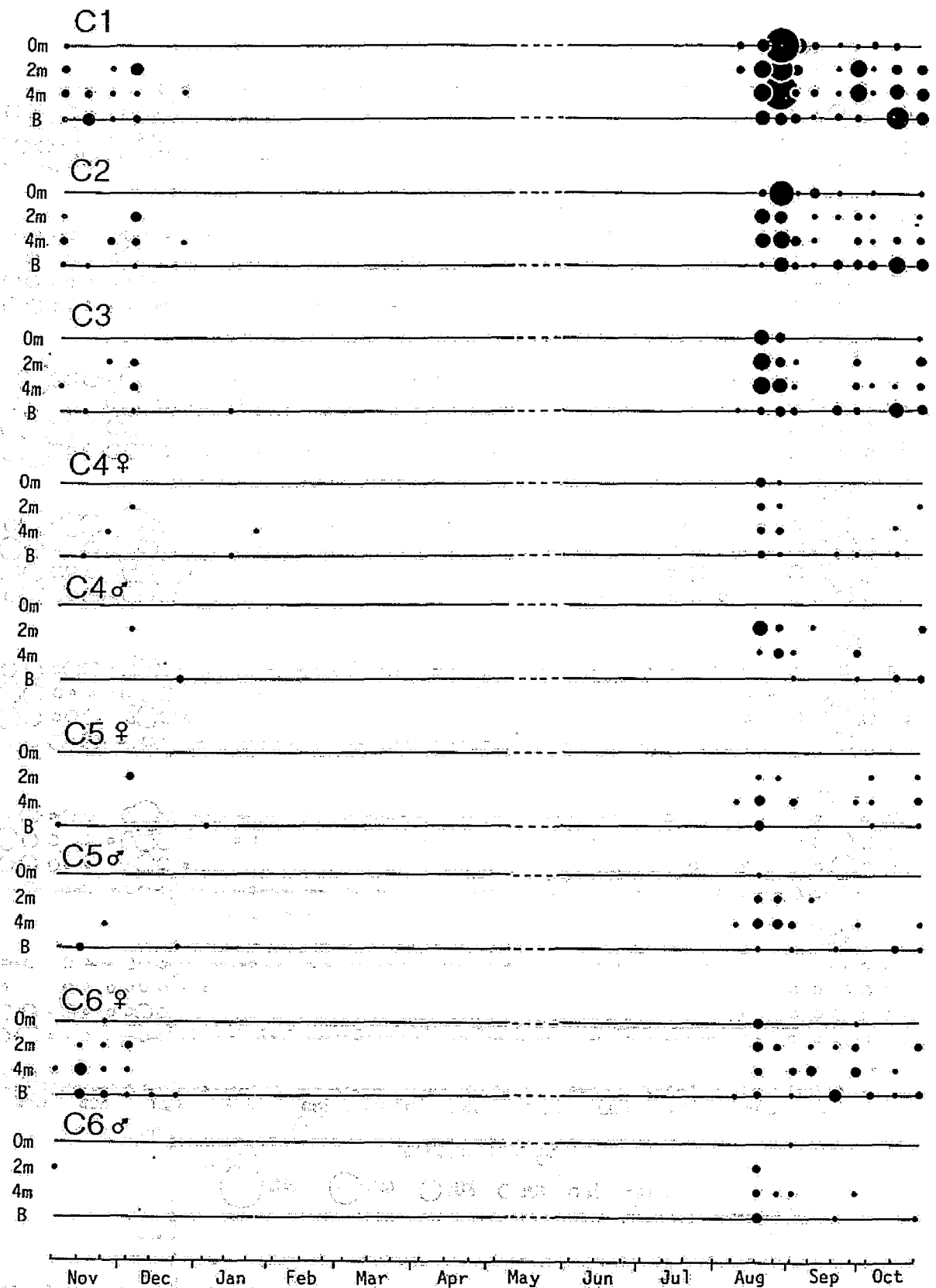


Fig. 19 (continued). Scales are as in the figure of egg and nauplius.

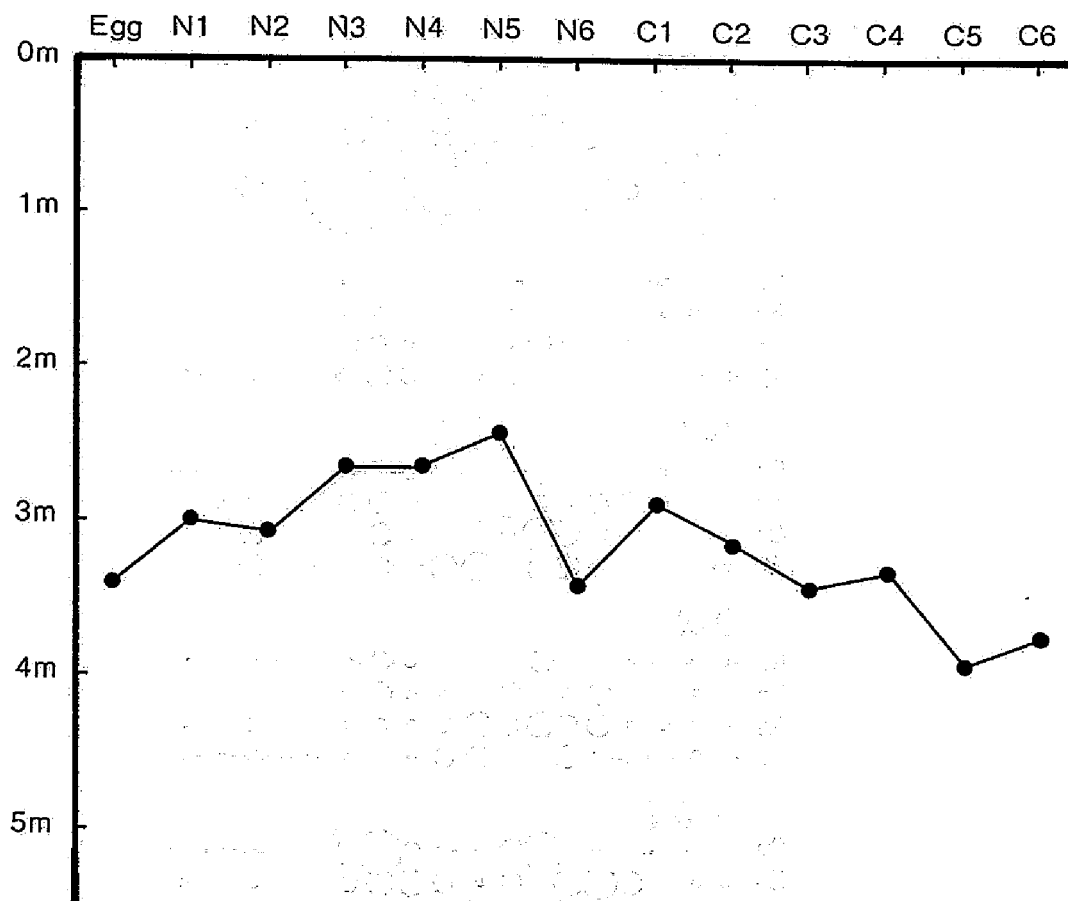


Fig. 20. *Paracalanus crassirostris*. Ontogenetic change of the mean distribution depth at Stn. P in Maizuru Bay from 1973 to 1974. The mean distribution depths were calculated from cumulative abundance at each depth.

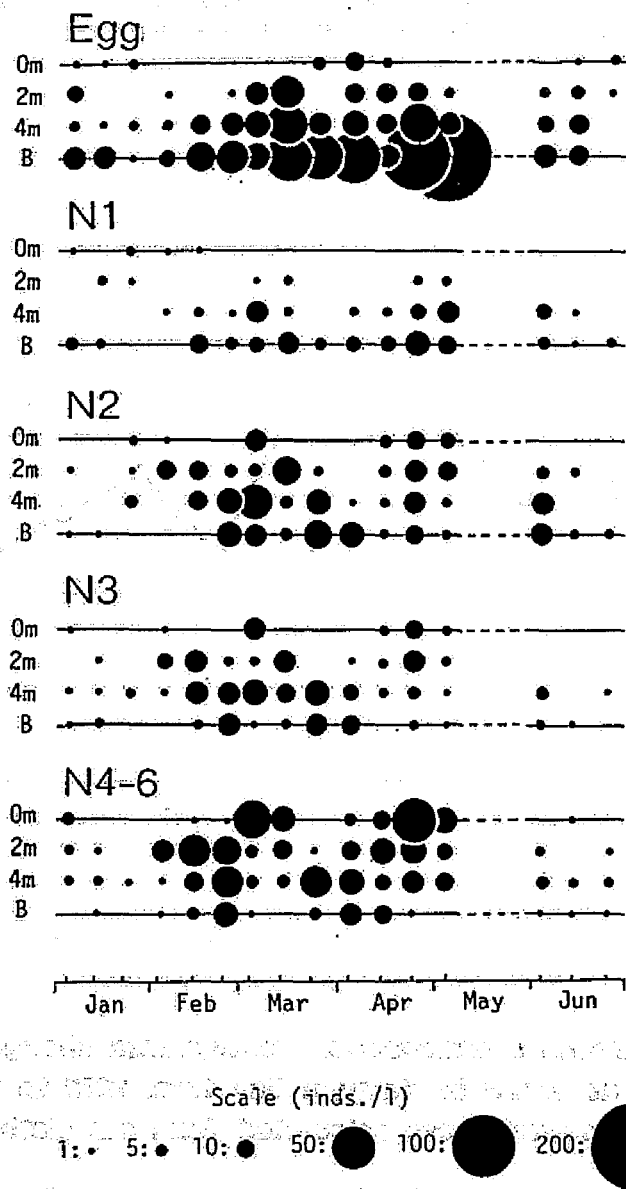


Fig. 21. *Acartia omorii* and *A. hudsonica*. Vertical distribution at Stn. P in Maizuru Bay in 1974.

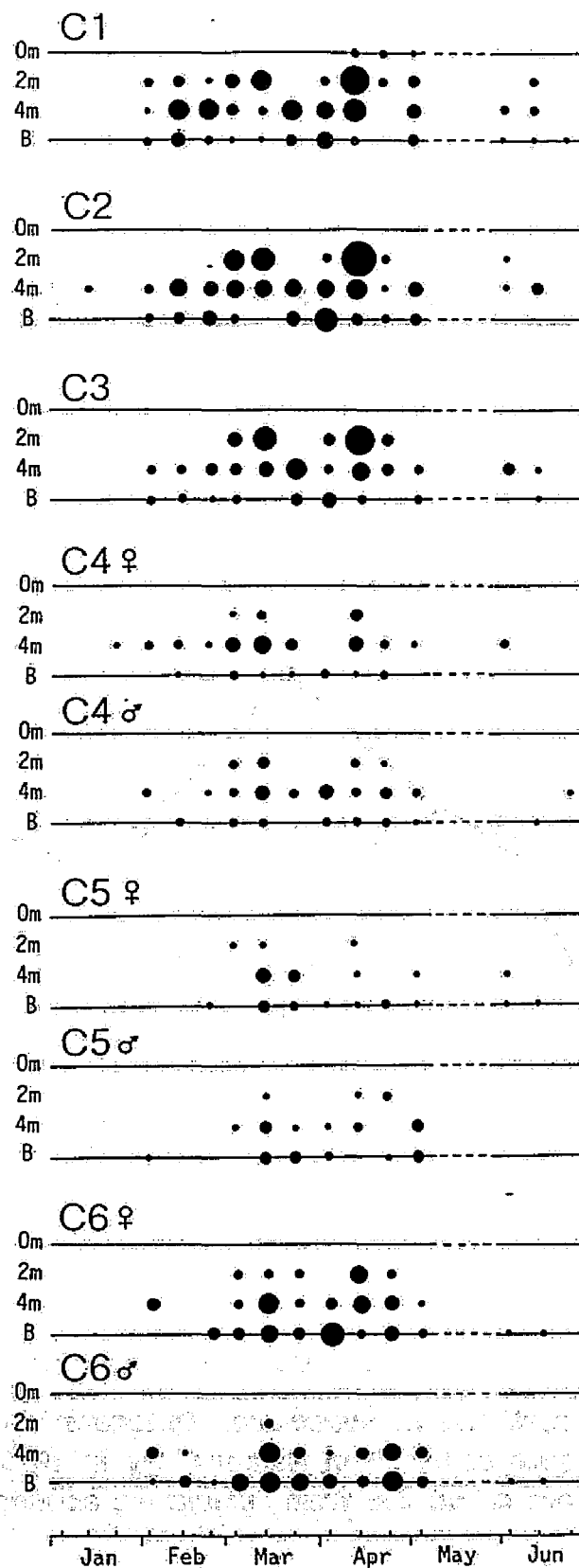


Fig. 21 (continued). Scales are as in the figure of egg and nauplius.

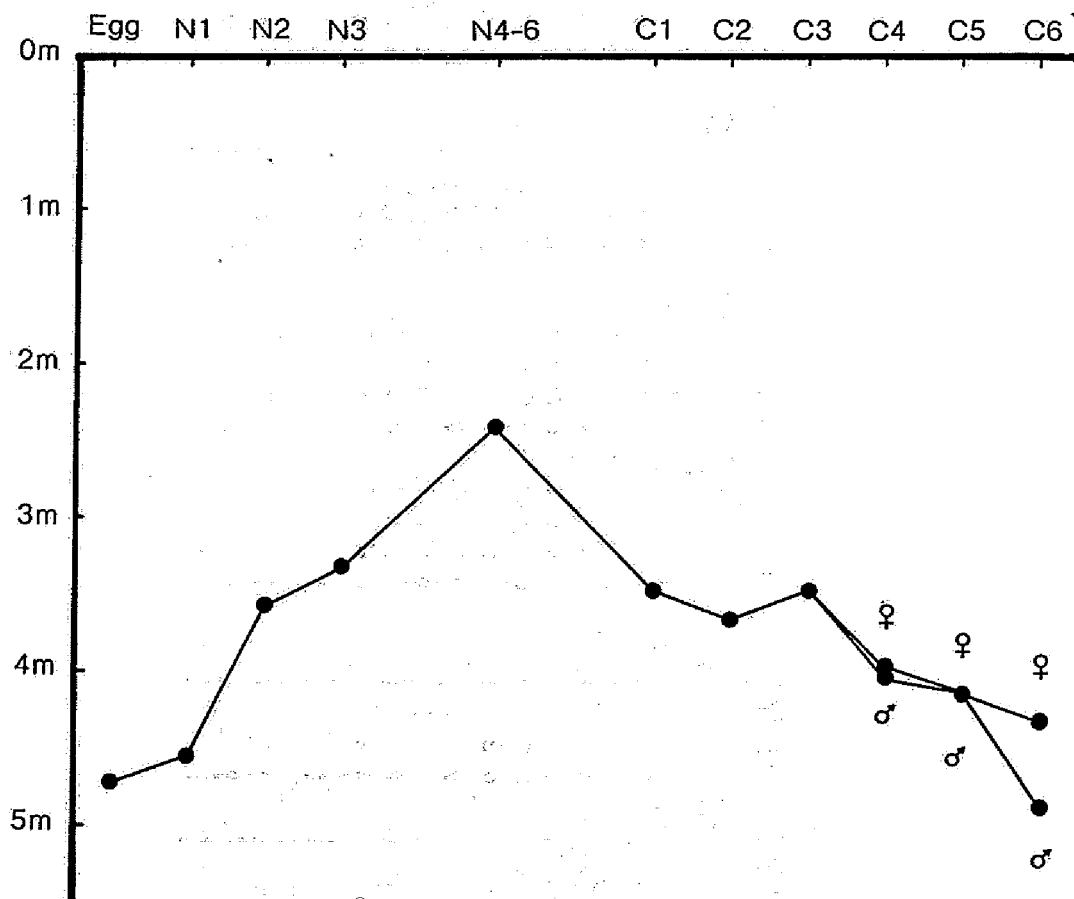


Fig. 22. *Acartia omorii* and *A. hudsonica*. Ontogenetic change of the mean distribution depth at Sth. P in Maizuru Bay in 1974. The mean distribution depths were calculated from cumulative abundance at each depth.

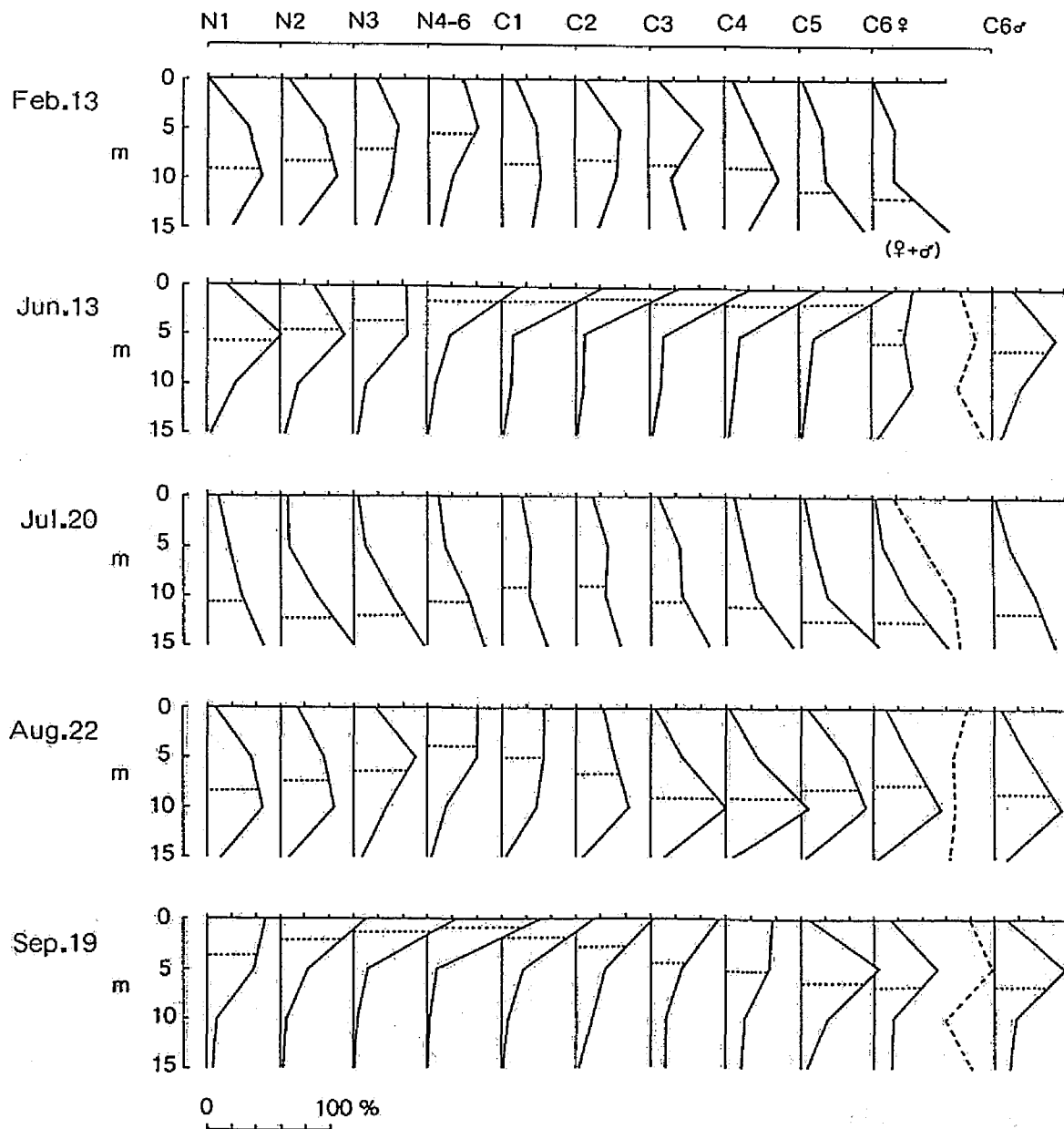


Fig. 23. *Olthona davisae*. Ontogenetic vertical distributions at Stn. E1 in Malzuru Bay in 1978. Vertical profiles represent relative abundance among the 4 sampling depths (0, 5, 10 and 15 m) and horizontal dotted lines indicate the mean distribution depths. Broken lines for C6 ♀ from June to September are vertical profiles of the ratio of ovigerous females.

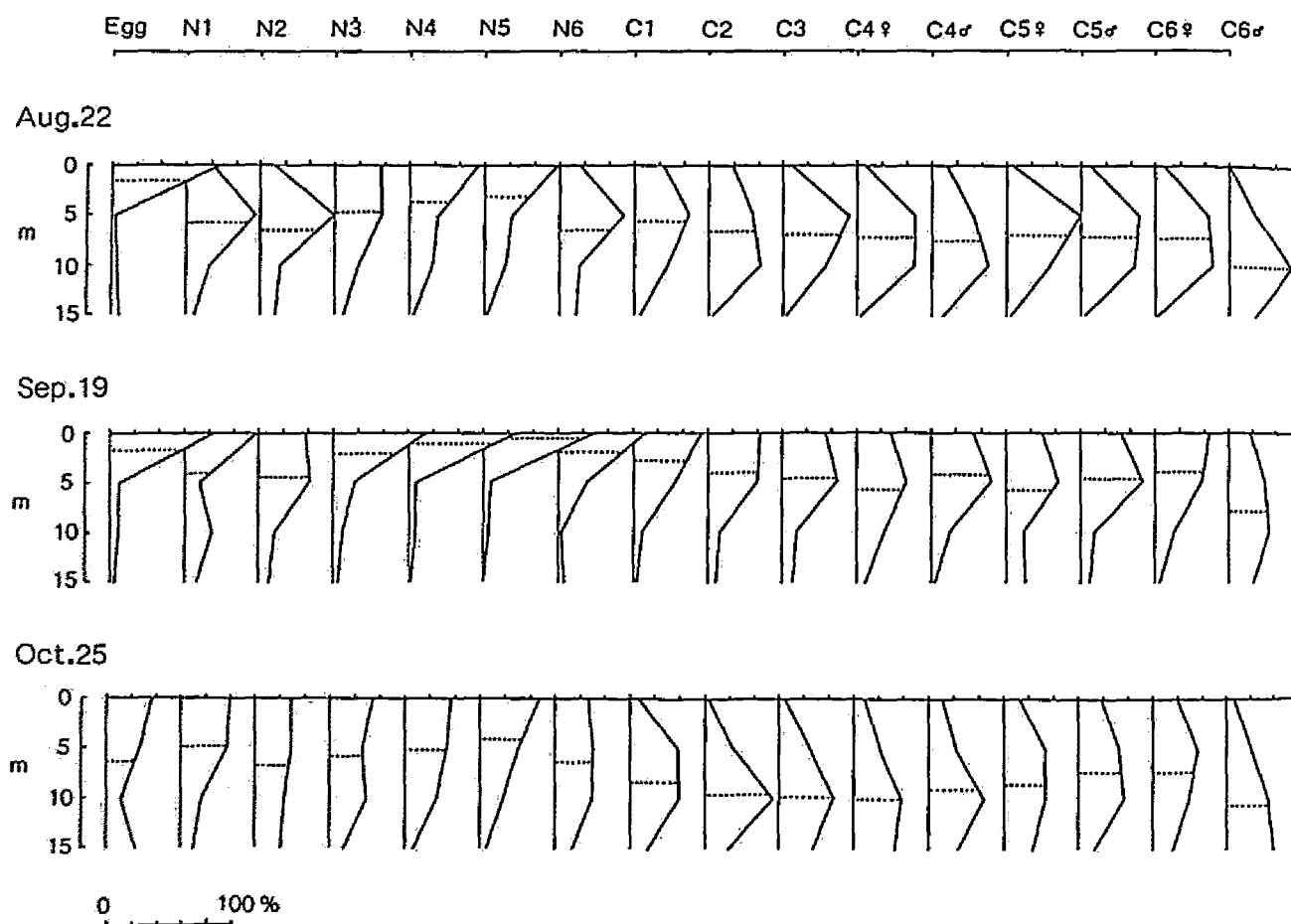


Fig. 24. *Paracalanus crassirostris*. Ontogenetic vertical distributions at Stn. E1 in Mälzuru Bay in 1978. See legend to Fig. 10 for further explanations.

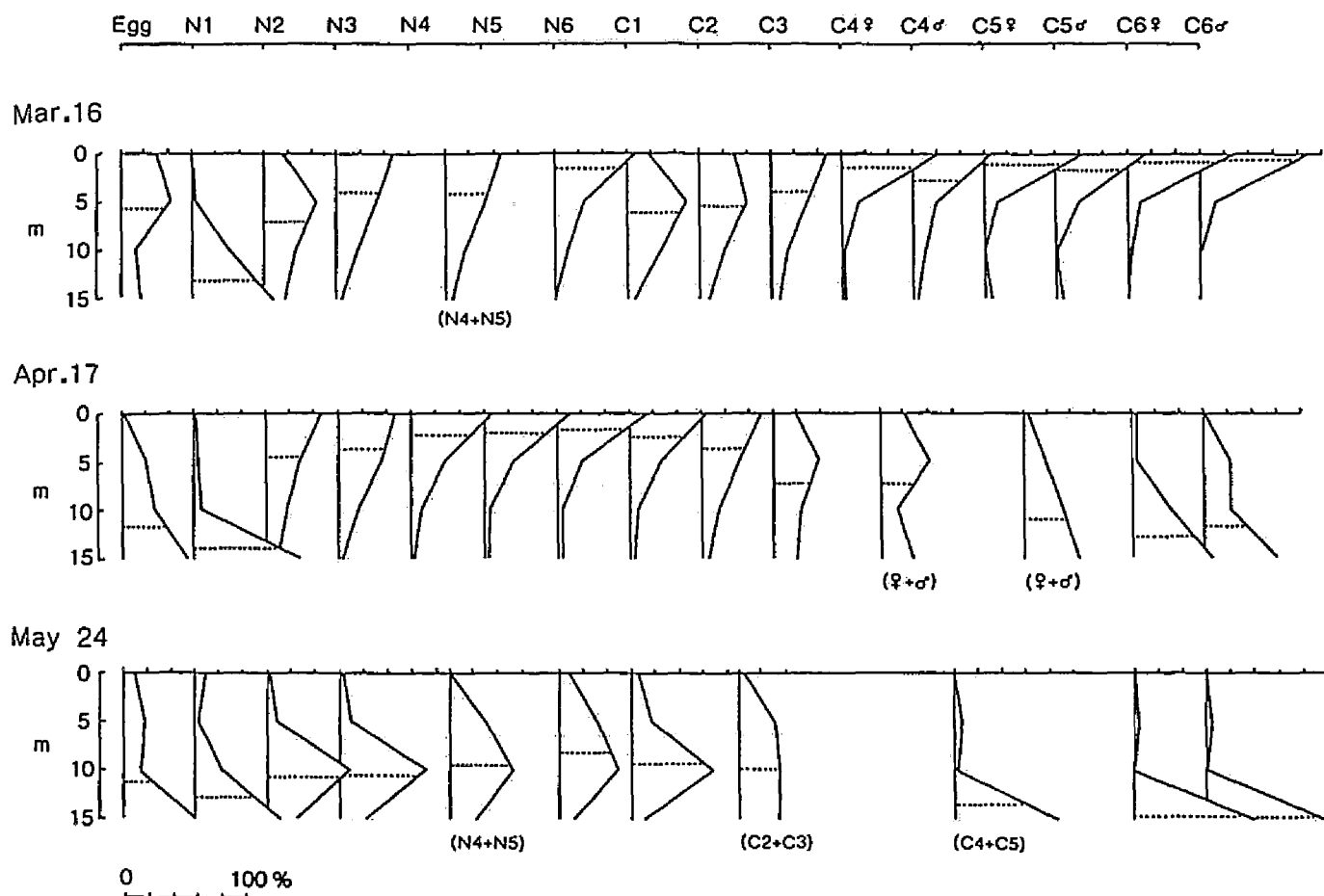


Fig. 25. *Acartia omorii* and *A. hudsonica*. Ontogenetic vertical distributions at Stn. E1 in Maizuru Bay in 1978. See legend to Fig. 10 for further explanations.

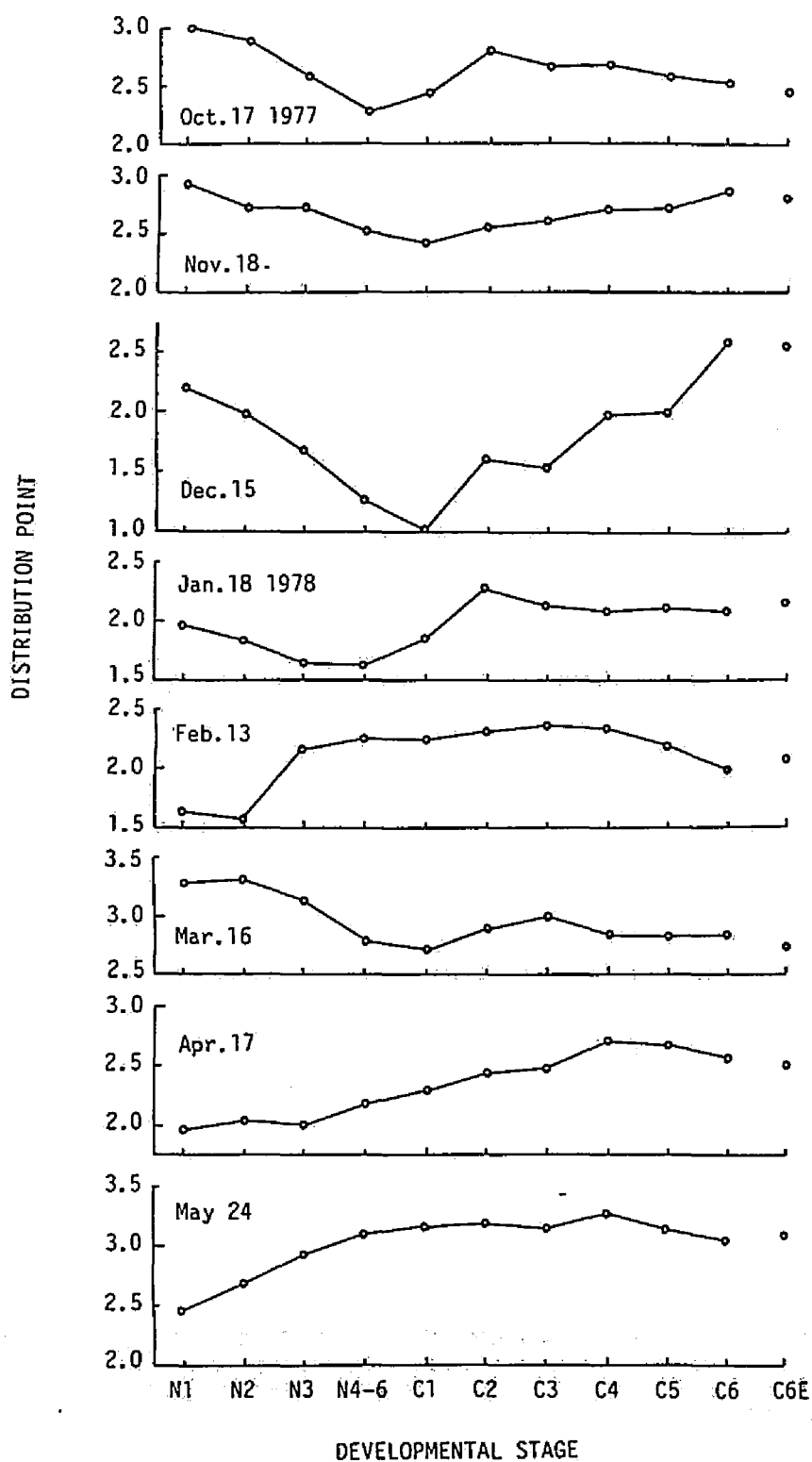


Fig. 26. *Olthona davisae*. Ontogenetic changes of distribution point in Maizuru Bay. See legend of Table 8 for explanation of the distribution point.

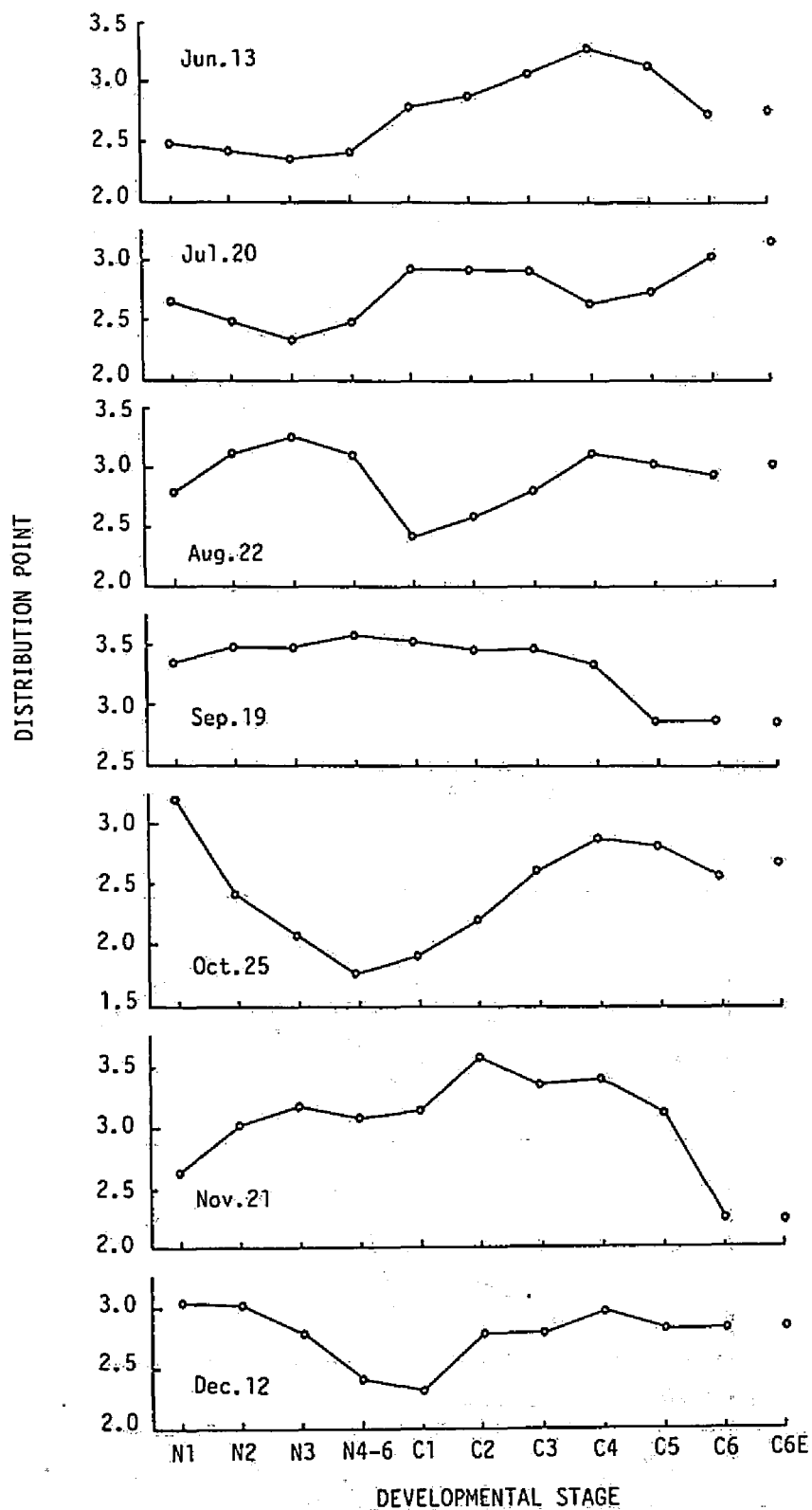


Fig. 26 (continued).

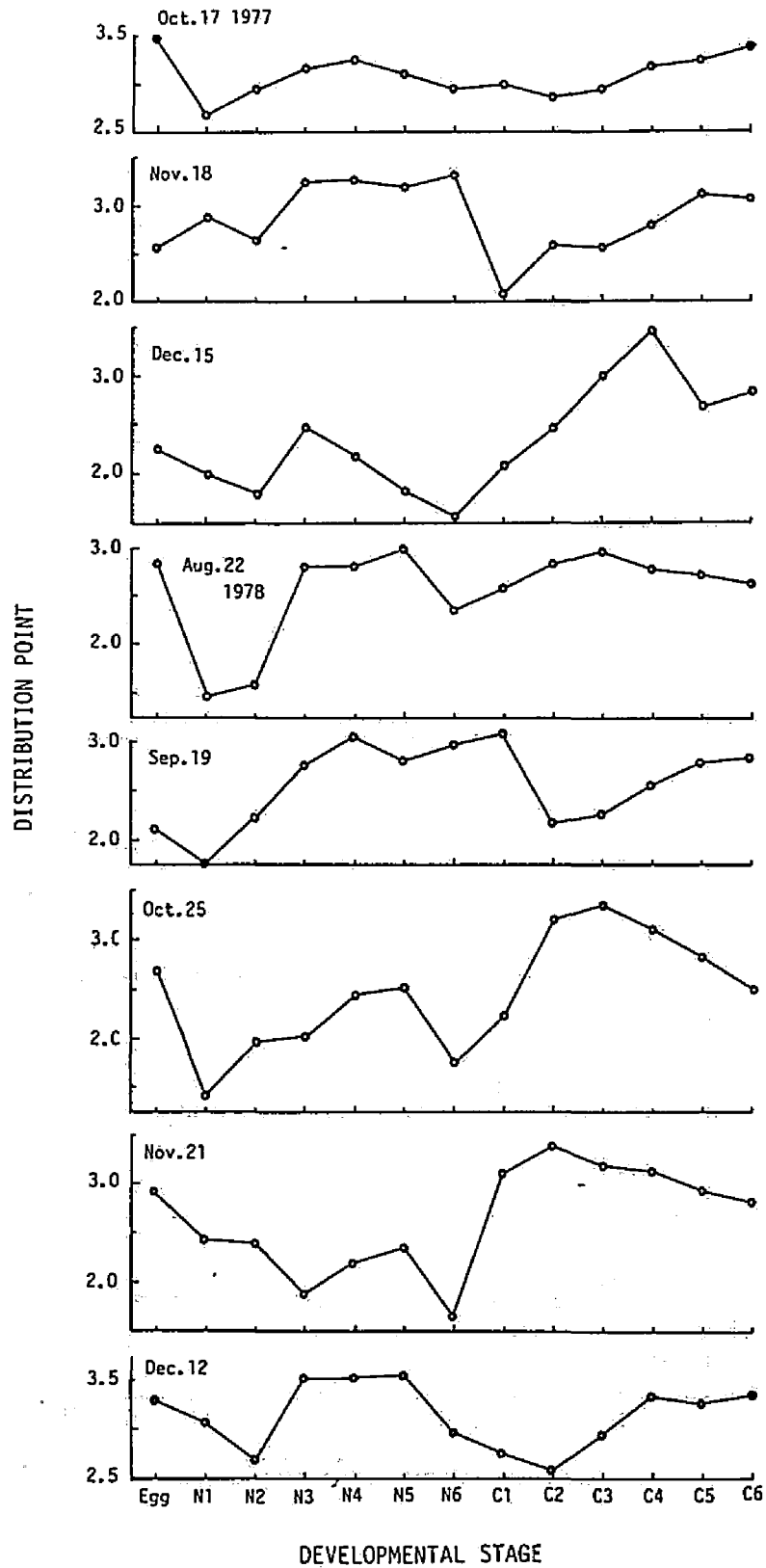


Fig. 27. *Paracalanus crassirostris*. Ontogenetic changes of distribution point in Maizuru Bay. See legend of Table 8 for explanation of the distribution point.

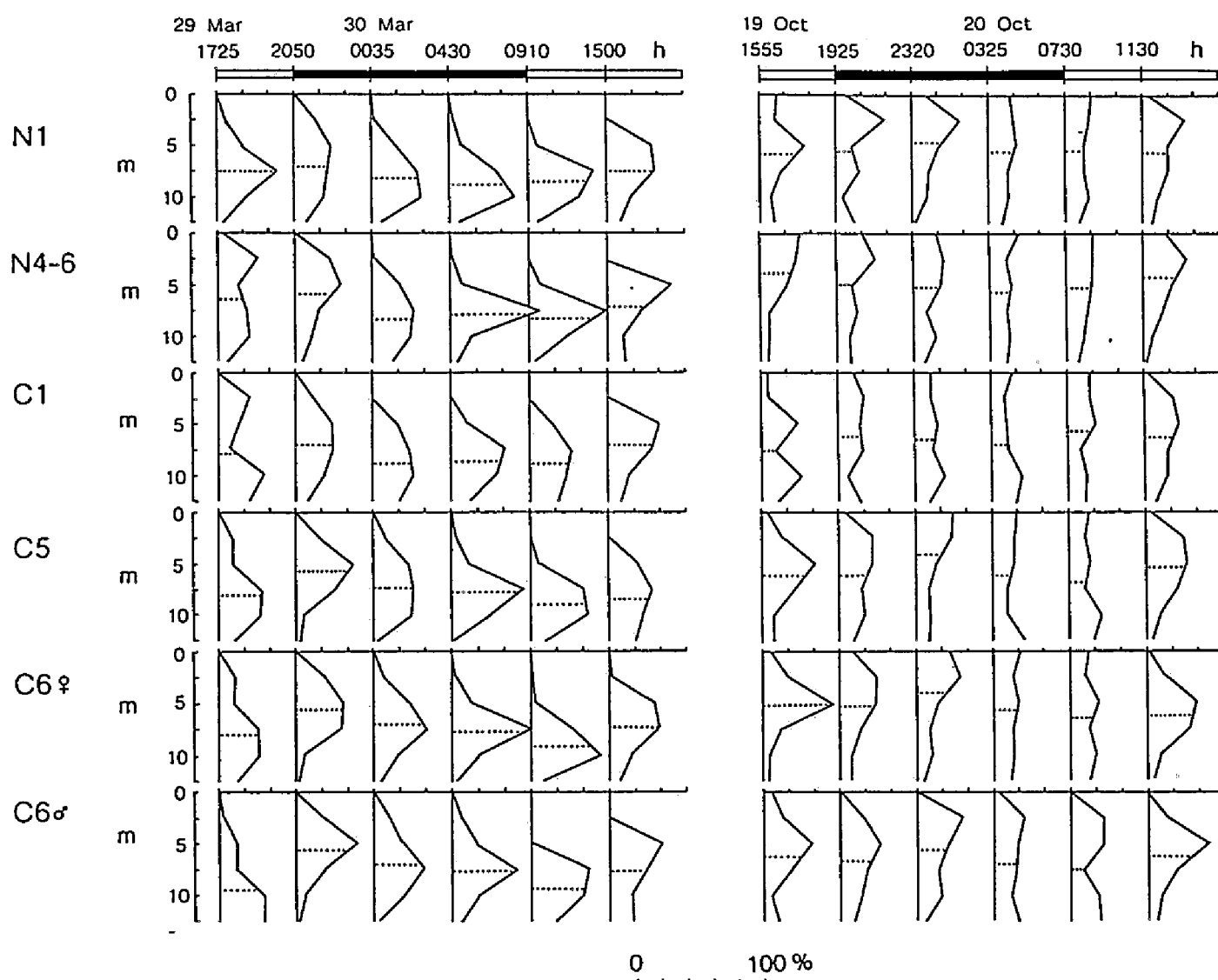


Fig. 28. *Oithona davisae*. Ontogenetic diel vertical distribution on 29-30 March (left) and 19-20 October 1978 (right) in Maizuru Bay. Sunset and sunrise on 29 to 30 March, respectively, were at 1817 and 0549h; those on 19-20 October at 1719 and 0608h. See legend to Fig. 10 for further explanations.

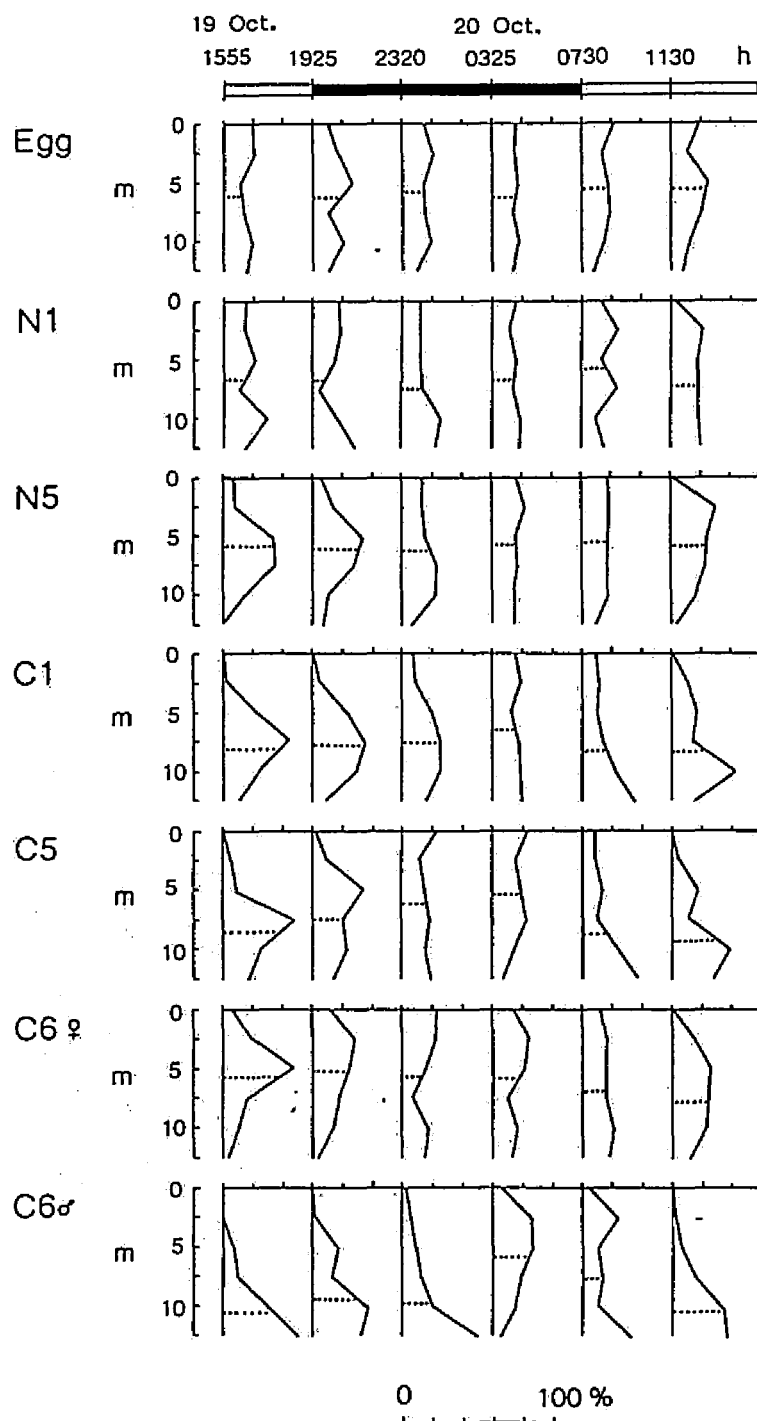


Fig. 29. *Paracalanus crassirostris*. Ontogenetic diel vertical distribution on 19-20 October 1978 in Malzuru Bay. See legend to Fig. 15 for further explanations.

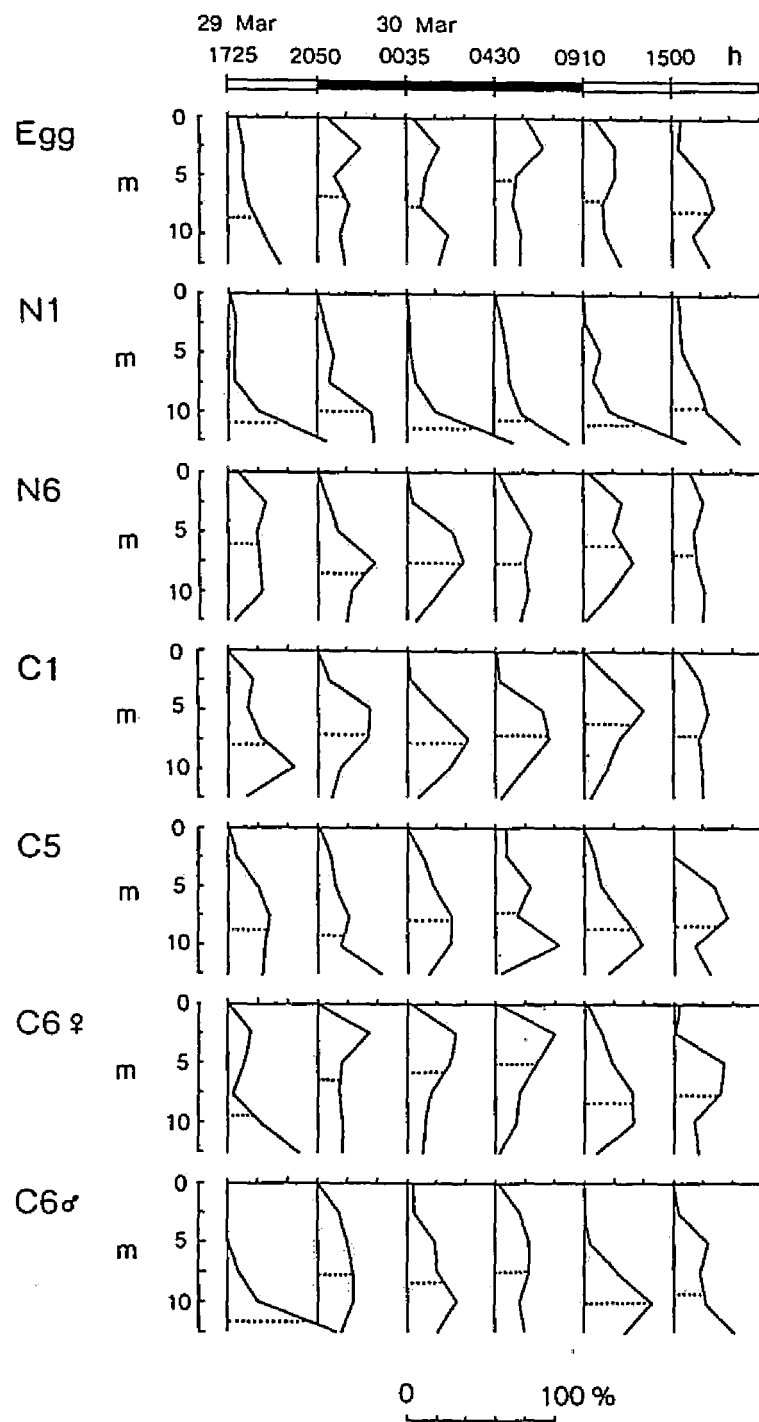


Fig. 30. *Acartia omorii* and *A. hudsonica*. Ontogenetic diel vertical distribution on 29-30 March 1978 in Maizuru Bay. See legend to Fig. 15 for further explanations.

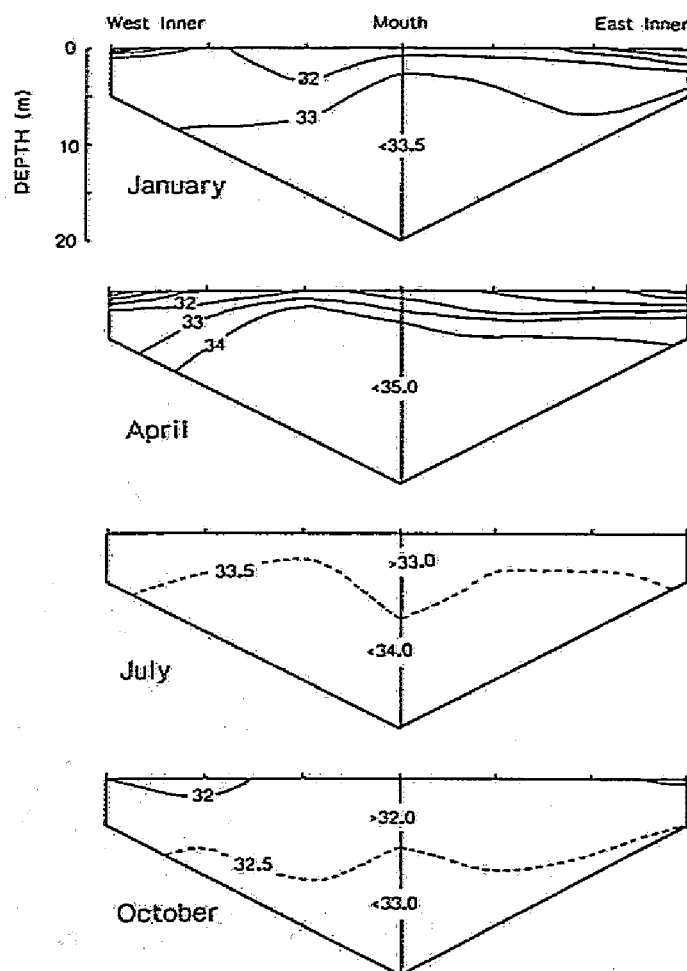


Fig. 31. Salinity distribution in Malzuru Bay in 1978. The center line represents the mouth part (Stn. M).

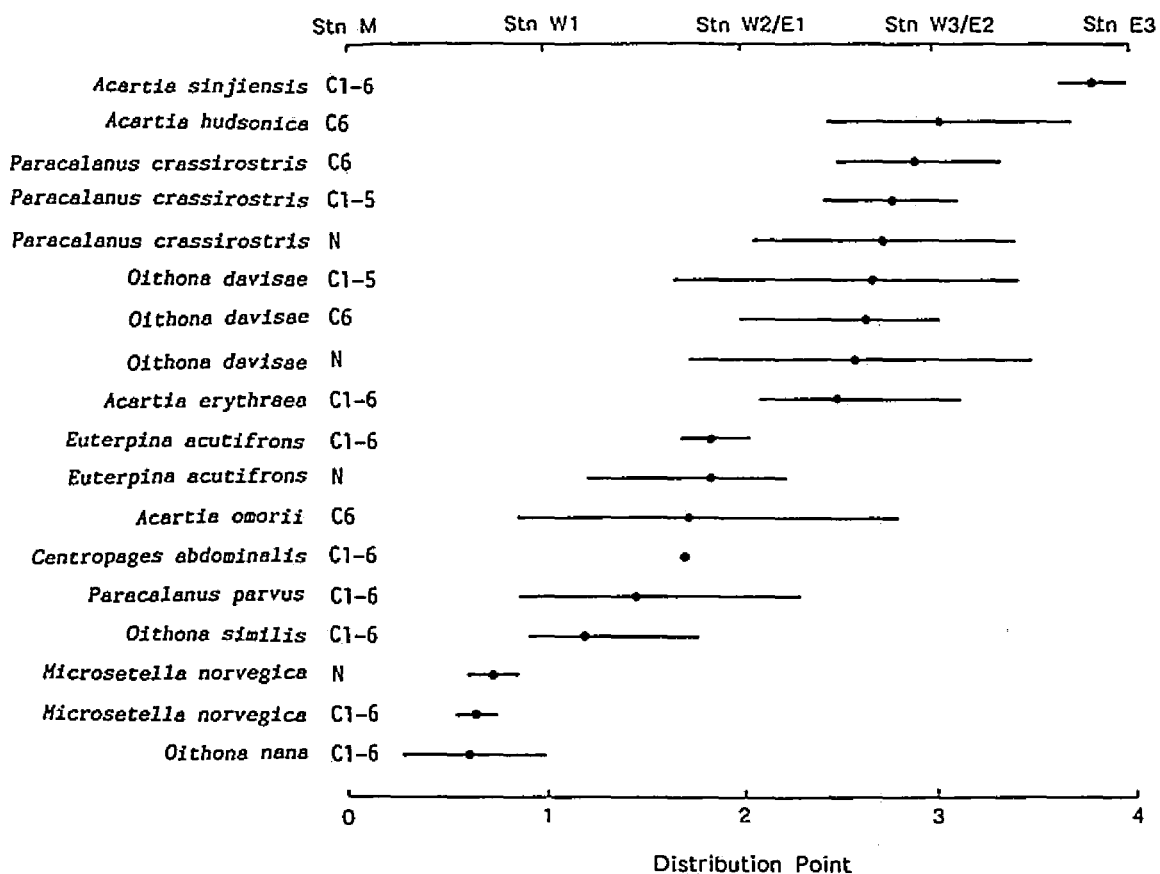


Fig. 32. Mean distribution points (filled circle) and seasonal ranges of the distribution point (horizontal bar) of abundant copepods in Maizuru Bay.

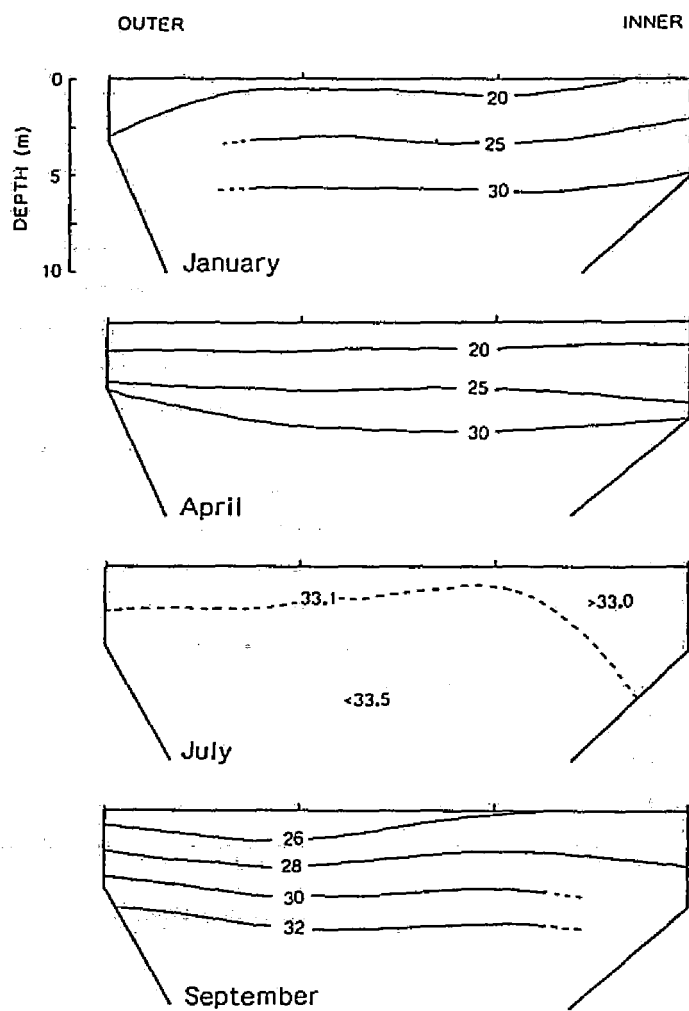


Fig. 33. Salinity distribution in Kumihama Bay in 1978.

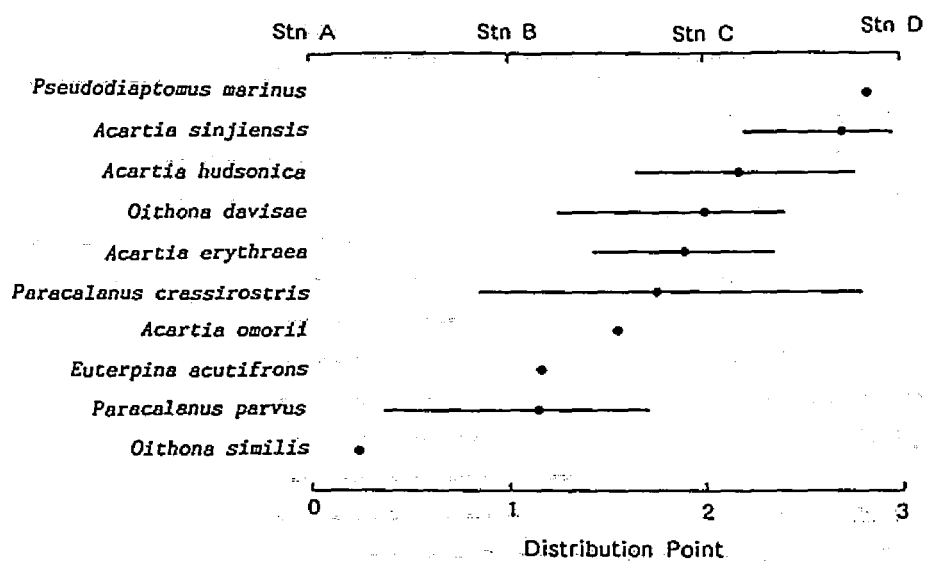


Fig. 34. Mean distribution points (filled circle) and seasonal ranges of the distribution point (horizontal bar) of abundant copepods in Kumihama Bay.

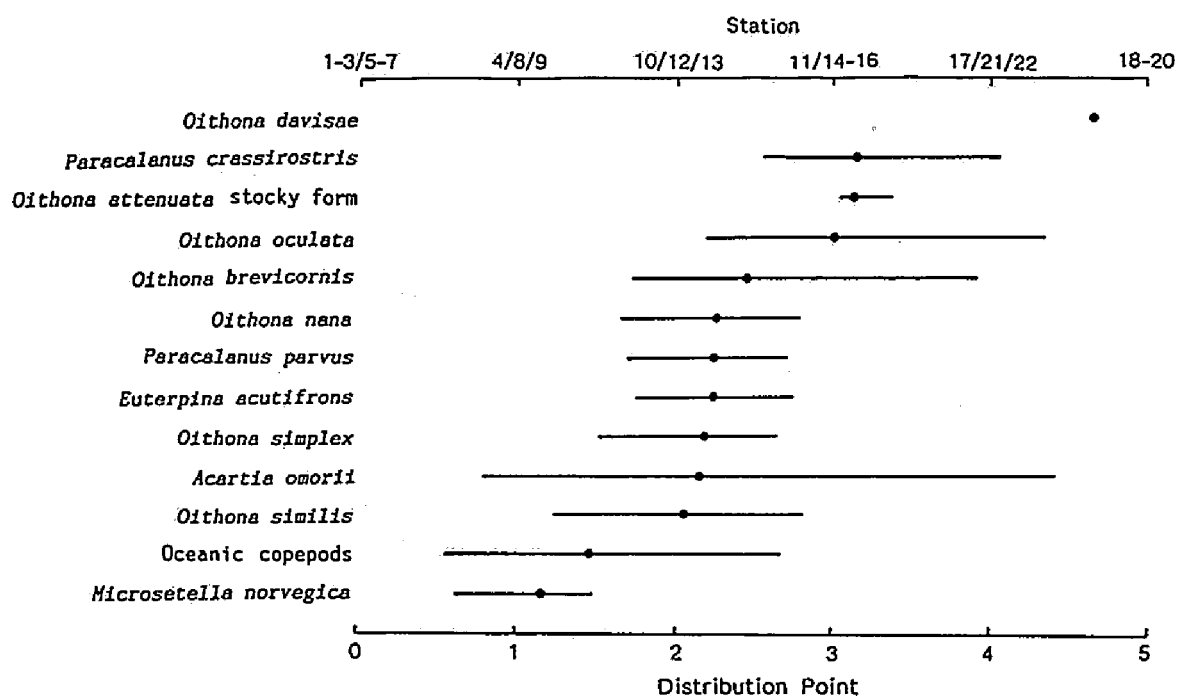


Fig. 35. Mean distribution points (filled circle) and seasonal ranges of the distribution point (horizontal bar) of abundant copepods in Shijiki Bay.